ISSN 0006-8136

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ



ТОМ 91

2

ФЕВРАЛЬ



Санкт-Петербург
„НАУКА"
2006

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

Издается 12 раз в год

Основан в декабре 1916 г.

Журнал издается под руководством Отделения биологических наук РАН

Ответственный редактор номера **Т. В. Егорова**
Зав. редакцией *Е. Б. Кривенко.* Технический редактор *В. В. Шиханова*
Корректоры *О. И. Буркова*, *Н. И. Журавлева* и *Т. С. Павлова*
Компьютерная верстка *О. В. Никитиной*

Дата публикации «Ботанического журнала», т. 91, № 1: 25.01.2006.
Лицензия ИД № 02980 от 06 октября 2000 г. Подписано к печати 18.01.2005. Формат 70×100 1/16. Бумага офсетная.
Печать офсетная. Усл. печ. л. 15.8. Уч.-изд. л. 19.0. Тираж 422 экз. Тип. зак. № 3. С 8

Санкт-Петербургская издательская фирма «Наука» РАН
199034, Санкт-Петербург, Менделеевская линия, 1
main@nauka.nw.ru «Ботанический журнал».
www.nauka.nw.ru, телефон (812)328-62-91

Первая Академическая типография «Наука», 199034, Санкт-Петербург, 9 линия, 12

Санкт-Петербург
Издательство «Наука»

УДК 582.31.4

© А. С. Антонов

О НЕКОТОРЫХ «МОЛЕКУЛЯРНЫХ» СИСТЕМАХ ЦВЕТКОВЫХ РАСТЕНИЙ

A. S. ANTONOV. ON SOME «MOLECULAR» SYSTEMS OF FLOWERING PLANTS

Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова,
кафедра высших растений биологического факультета
и НИИ физико-химической биологии им. А. Н. Белозерского
119899 Москва, Россия, Воробьевы горы
Факс (095) 939 31 81
E-mail: antonov@genebee.msu.su
Поступила 08.06.2004
Окончательный вариант получен 25.05.2005

В последние годы неоднократно предпринимались попытки использовать результаты сравнительных исследований ДНК для ревизии системы цветковых растений. В отечественной литературе такая попытка предпринята недавно А. Б. Шипуновым (2003). Последовательно рассматриваются источники неоднозначности исходных молекулярных данных, использованных для этой цели. Делается вывод, что в большинстве своем такие данные сегодня еще не могут быть использованы для полноценной ревизии представлений о филогении цветковых растений и служить основой для пересмотра существующих их систем. Вместе с тем отмечается, что результаты некоторых исследований геносистематиков могут помочь в выборе одной из альтернативных филогений и систем, предлагаемых ботаниками.

Ключевые слова: система цветковых растений, геносистематика.

В последние годы при ревизии систем цветковых растений все больше ботаников обращается к результатам, полученным в ходе сравнительного исследования макромолекул, особенно ДНК. К сожалению, не все при этом опираются на широкий круг публикаций по обсуждаемому вопросу. Примером может быть работа А. Б. Шипунова, предпринявшего попытку ревизовать систему цветковых растений (Шипунов, 2003), используя для этого молекулярные данные. Эта работа, как и многие прочие, с моей точки зрения, не лишена недостатков.

Для российских ботаников роль публикаций в отечественных журналах особенно велика, так как далеко не все могут ознакомиться с аналогичными зарубежными работами. На авторах таких статей лежит большая ответственность — правильно ориентировать основную массу российских ботаников, разъяснить им, что может, и чего не может современная геносистематика, как правильно использовать ее данные и в чем ценность результатов, полученных методом сопоставления генетического материала. Такие попытки уже предпринимались (Антонов, 1999, 2000а, б), но были и более поздние, близкие по теме публикации (Гречко, 2002).

В чем же суть моих замечаний, в частности, по статье А. Б. Шипунова? С одной стороны, ряд использованных в ней данных относится к «фактам, которые сегодня уже не имеют места» (см. далее ссылки на цитату из Э. Чаргаффа, 1976). С другой стороны, сама природа накопленных на сегодня молекулярных данных такова, что не позволяет однозначно реконструировать филогенез генотипов изучаемой группы видов, возможную основу дальнейших построений в области их систематики.

Подробнейшим образом сама проблема использования молекулярных данных в систематике рассматривается, например, в работе Rokas с соавт., 2003. Что касается растений, то она обсуждалась как в работах автора (Антонов, 1999, 2000а, б), так и в зарубежных публикациях (Crawford, 2000).

Используемые сегодня методы геносистематики растений имеют ряд ограничений. Вот важнейшие из них.

Во-первых, процесс выравнивания последовательностей, предшествующих построению филогенетических деревьев по «филогенетическим значимым» заменам нуклеотидов в анализируемых участках ДНК, далеко не всегда дает однозначный результат. Нередко в конечном счете получают несколько вариантов выравнивания, особенно при сопоставлении существенно дивергировавших последовательностей.

Выбор для дальнейшей реконструкции одного из альтернативных вариантов выравнивания субъективен и нередко определяется тем, насколько построенное исходя из этого варианта выравнивания дерево совпадает с наиболее популярными сегодня представлениями о филогении изучаемой группы, реконструированной исходя из сопоставления морфологических признаков. Такой подход сегодня — порождение веры, а не науки. Ведь никто не доказал, что молекулярные и морфологические деревья обязательно должны иметь идентичные топологии. Более того, можно привести множество примеров когда скорость видообразования у растений существенно превышает скорость накопления замен, их молекулярной эволюции в разных линиях эволюционного развития не совпадали (и наоборот!).

Даже разные методы, при работе которыми используется одно и то же выравнивание, нередко приводят к построению деревьев, которые обладают несколько различающимися, неконгруэнтными топологиями (см., например, Samigullin et al., 2002). Любая такая реконструкция есть математическая гипотеза о структуре дерева. Все эти гипотезы нужно иметь в виду, но выбор схемы филогенеза, как уже говорилось, обычно определяется наибольшим сходством одного из полученных молекулярных и какого-то «классического» дерева. Но обязательно ли такое совпадение?

Здесь уместно привести цитату из обзора В. В. Гречко (2002). «Моделирование вариантов течения эволюционного процесса само по себе вызывает критику... и сложность проблемы реконструкции филогенетических деревьев, по-видимому, в полной мере еще не осознана и требует огромной теоретической разработки и обоснования».

Не один А. Б. Шипунов в последнее время использовал молекулярные данные для ревизии систем цветковых растений. До него это делали А. Л. Тахтаджян (Takhtajan, 1997), R. F. Thorne (2000, 2002) и многие другие ботаники. Отметим, однако, что это далеко не всегда приводило их к одним и тем же предложениям по ревизии систем. Примеры приведены даже в самой статье А. Б. Шипунова, где сопоставляются новейшие системы цветковых растений.

Итак, кто же доказал, что молекулярные и морфологические деревья обязательно должны иметь полностью конгруэнтные топологии? На самом деле мы можем судить об этом только *a posteriori*. Задача однозначного сведения частных филогенетических деревьев в единое, консенсусное дерево, отражающее события эволюции, окончательно не решена и сегодня.

Большинство из использованных в работе А. Б. Шипунова исходных молекулярных данных получено путем анализа эволюции всего одного или немногих генов. Чаще всего для этих целей до недавнего времени использовались гены 18S рРНК, *atp*B и *rbc*L. Но кто доказал, что закономерности эволюции этих индивидуальных участков ДНК должны строго повторять закономерности эволюции орга-

низмов, из которых эти гены (или иные участки ДНК) были выделены? Скорее, верно противоположное представление (см. Rokas et al., 2003).

В ранних работах Чейза с соавт., Каллерсьо с соавт., Келлог и Юлиано уже анализировалась возможность использования этих «популярных» генов в молекулярной филогенетике и систематике. Например, в одной из статей (Kellog, Juliano, 1997) о гене *rbc*L прямо написано, что у этой молекулы недостаточно сайтов для того, чтобы строить полностью разрешенные и устойчивые кладограммы для сотен таксонов даже при полном отсутствии гомоплазий. Что касается других индивидуальных генов, то одна из недавних статей прямо озаглавлена: «18S gene trees are positively misleading for monocot/dicot phylogenies» (Duvall, Ervin, 2004).

Можно утверждать, что результаты изучения эволюции большинства (если не любого из) индивидуальных генов не могут служить базой для реконструкции достоверных филогенетических деревьев, пригодных для ревизии системы изучаемой группы растений.

Между тем такие попытки продолжаются. Так, недавно была опубликована статья, в которой приводятся результаты сопоставления структуры гена *mat*K у представителей 374 родов из всех порядков покрытосеменных и 12 порядков голосеменных (Hilu et al., 2003) — огромная по объему аналитическая работа. Полученные результаты были использованы для построения филогенетического дерева этого гена и на этой основе — предложений о ревизии существующих систем. Понятно, что достоверность таких предложений также сомнительна.

Ряд исследователей попытался получить более достоверные реконструкции путем анализа сведенных в одну последовательность нескольких генов (см., например, Magallon, Sanderson, 2002). В результате, однако, создается впечатление, что анализ даже таких «слитных» последовательностей из отдельных, произвольно взятых генов вряд ли можно считать достаточно верным путем построения топологически достоверных деревьев. Для этого нужно прежде всего доказать, что используемые для формирования слитных последовательностей гены пригодны для реконструкции филогений. Здесь возможны как успехи, так и неудачи.

На примере водорослей эта проблема рассмотрена А. Гончаровым с соавт. (Gontcharov et al., 2004), сопоставившим индивидуальные и слитную последовательность генов *rbc*L и SSU rDNA. Вот что они пишут в резюме своей работы: «Single-gene analysis, although mostly congruent, revealed some conflicting nodes and showed different patterns of statistical support. Combined analysis confidently resolved the conflicts between the single-gene analyses, enchanced phylogenetic resolution, and were better supported by morphological information. Long-branch taxa were not the same for the two genes analyzed, and thus, their effect on phylogenetic resolution was minimized in the combined analyses». Иными словами, анализ слитной последовательности повысил надежность выводов.

С другой стороны, аналогичный анализ, выполненный со слитными последовательностям ликоподиевых, показал, что далеко не все гены, используемые для составления слитных последовательностей, в равной мере пригодны для этой цели (Яцентюк, 2001). Это справедливо не только для растений.

Анализ слитных последовательностей генов рыб (Miya, Nishida, 2000; Miya, Kawaguchi, Nishida, 2001) и млекопитающих (Cornelli, Ward, 2000) выявил, что далеко не все гены целесообразно применять для построения слитных последовательностей и что набор пригодных генов группоспецифичен.

Другой подход основан на использовании алгоритма построения «дерева жизни» (The Supertree08.B: www.tcd.ie/Botany/NS/SuperTree.html).

Такого рода данные, в частности, обсуждаются в работе T. Y. Davies с соавт. (2004). Авторы пишут, что «recent advances in molecular phylogenetics have heralded a new era in plant phylogenetics». Новая эра, конечно, наступает, но со всеми детскими болезнями, свойственными новым направлениям в науке. Суть болезней заключается в переоценке надежности получаемых результатов.

И все же, следуя тем же путем, А. Б. Шипунов пишет: «Похоже, что за последние 9 лет методы сравнительной геномики заняли господствующее положение в систематике покрытосеменных. Этот результат является следствием высокой устойчивости и значительной прогностической ценности таксономических заключений, сделанных на основе молекулярных данных» (выделено мною. — *А. А.*). Что ж, если А. Б. Шипунову так кажется, то этот мираж основан на выборочном и неполном анализе опубликованных на сегодня статей.

Вызывает также недоумение, почему для проверки предлагаемой системы автор не использовал накопленные сведения о кладоспецифичных «инделях» (делециях, вставках, инверсиях и т. п.) и других крупных изменениях в исследованных ДНК. Между тем, такие данные являются замечательным «внутренним контролем» молекулярно-филогенетических построений.

А. Б. Шипунов оставляет без обсуждения вопрос о числе изученных молекулярными методами видов в исследованных таксонах. Все данные для него равнозначны. Между тем разночисленность сопоставляемых таксонов (точнее, участков ДНК изучаемых видов) существенно сказывается на стабильности топологии молекулярных деревьев (Rydin, Kallersjo, 2002). Не принимается во внимание, что топология ряда использованных А. Б. Шипуновым деревьев может быть искажена за счет «эффекта притяжения длинных ветвей» таких деревьев.

Как же можно использовать столь нестабильные топологии для предложений по ревизии систем?

Такое отношение к молекулярным данным вызывает тревогу. В отечественную ботанику стал проникать стиль некоторых публикаций американо-английской школы молекулярной ботаники, для которых характерны высокий уровень самоцитирования и пренебрежение ранее полученными, но не согласующимися с позицией этих авторов работами.

Наши зарубежные коллеги даже позволили себе провести рекламную кампанию по полученным ими результатам: в газете «Нью-Йорк Таймс» появилась статья «Американские ученые открыли тайну происхождения цветковых растений». При этом опыт исследователей из других стран был попросту игнорирован.

Как тут не вспомнить американского биохимика Э. Чаргаффа, который на заре молекулярной биологии писал: «Одно из главных несчастий моего времени — манипулирование человечеством с помощью рекламы. В области науки эта злая сила долгое время не проявляла себя... Однако к тому времени, когда появилась на свет молекулярная биология, все механизмы рекламы были готовы к бою. И вот тут-то сатурналия и разыгралась в полную силу».

В какой-то степени действия инициаторов этой кампании — это их беда, а не вина. Без таких действий трудно получить гранты для дальнейшего проведения исследований. Это объясняет, но не оправдывает их действий.

Э. Чаргафф писал: «Совсем недавно было сравнительно легко открывать новые области деятельности и возделывать их: никто не опасался, что его немедленно ограбят, как это почти неминуемо происходит сейчас... Библиографические ссылки составлялись сравнительно честно, в то время как сейчас целые блоки ссылок перетаскиваются путем своеобразной трансдукции из одной статьи в другую, так что

если на какую-то работу перестают ссылаться, то уж навсегда. Такой разрыв преемственности традиций, вероятно, одно из самых разрушительных последствий массовости научного сообщества, в котором мы сейчас живем. „Что ново, то истинно" — эта иллюзия исказила сам смысл научного исследования. Стремление быть всегда „на гребне волны" несовместимо с поисками истины о природе, а эти поиски и есть наука. Когда говорят „теперь это уже не истина" — истины нет вообще».

Относительно многих сегодняшних работ по молекулярной филогенетике растений очень современно звучит и такое высказывание Э. Чаргаффа: «Несколько лет тому назад я слышал, как один мой видный коллега объявил на научном съезде: „Результаты, о которых я сообщал в прошлом году, были основаны на фактах, которые теперь не имеют места... Наша нынешняя литература до краев полна фактами, но я боюсь, что многие из них уже не имеют места...". Это результат той атмосферы спешки и гонки, в которой сейчас часто ведутся исследования...» (Чаргафф, 1976). Последовательный анализ топологий молекулярных деревьев цветковых растений, опубликованных за последние годы, может служить достойной иллюстрацией обоснованности таких опасений.

В другой своей работе Чаргафф пишет еще резче: «Стало очень трудно различать, где пылкие поиски истины, а где энергичная кампания по деланию карьеры. То, что начиналось как смелое предприятие сильных духом, превратилось в выживаемость наиболее ловких и быстрых» (Chargaff, 1963; Чаргафф, 1976).

Прекрасной иллюстрацией справедливости этих слов может служить история вопроса о базальных группах покрытосеменных растений и о их связях с голосеменными. Сначала в корень дерева покрытосеменных «спешащие» молекулярные биологи ставили роголистник, потом магнолиевые, потом группу семейств ANITA, затем амбореллу, но по последним данным (Goremykin et al., 2003) амборелла образует одну кладу с каликантусом и базальной формой считаться, видимо, не может. Процесс уточнения наших представлений еще не закончен.

Что же касается антофитной гипотезы, согласно которой гнетовые и покрытосеменные имели общего эволюционного предка (а в пользу таких представлений говорили и некоторые молекулярные данные, полученные E. Zimmer с соавт. в Смитсоновском институте, США), то эта гипотеза сегодня гораздо менее популярна, чем в недавнем прошлом.

В целом статья А. Б. Шипунова, безусловно, находится «на гребне волны», но увеличивает ли это ее научную значимость? Как оценить тот вред, который принесла ее публикация незрелым умам?

Беда в том, что ботаникам сложно оценить истинное качество работ молекулярных филогенетиков, и без квалифицированного суждения молекулярных биологов здесь не обойтись. Между тем зарубежные ботанические журналы перегружены статьями, в которых результаты исследования эволюции всего одного или немногих участков ДНК немедленно используются для предложений о ревизии филогении или системы того или иного таксона. Из недавних примеров упомянем статью Ривадавиа с соавт. (Rivadavia et al., 2003), в которой предложения о ревизии филогении рода *Drosera* вносятся по результатам анализа всего двух генов, 18SpPHK и *rbc*L (об их пригодности для филогенетических реконструкций см. выше). Гораздо привлекательней выглядит осторожное заглавие другой статьи, появившейся в том же томе того же журнала: A p h y l o g e n e t i c h y p o t h e s i s (выделено мною. — *А. А.*) for the *Aizoacea*e (*Caryophyllales*) based on four plastid DNA regions (Klak et al., 2003).

На самом деле ценность этих работ только в том, что в них описывается эволюция некоего конкретного участка ДНК, что важно для понимания закономерностей

молекулярной эволюции, не более того. Мы живем в эпоху анализа и самых предварительных (и, как правило, недостаточно обоснованных) гипотез; время окончательного синтеза результатов еще не наступило. Результатом такого синтеза в предвидимом будущем станут более достоверные гипотезы относительно молекулярной филогении растений, и только такие данные могут быть использованы для квалифицированной ревизии их систем.

Выполненные недавно R. Rokas с соавт. (2003) и В. В. Горемыкиным с соавт. (Goremykin et al., 2003) расчеты говорят, что для вынесения более или менее достоверных суждений такого рода мы должны у сопоставляемых видов проанализировать эволюционную судьбу по меньшей мере 20 генов или иных участков ДНК (при длине их «слитной» нуклеотидной последовательности порядка 20 т. п. н.), причем отбор этих генов или некодирующих участков для реконструкции дерева должен происходить не случайным образом (как это делалось до последнего времени), а так, чтобы топологии филогенетических деревьев для индивидуальных последовательностей в максимальной степени согласовывались с топологией «слитного» дерева. При этом желательно сопоставить топологию деревьев, построенных на основании изучения фрагментов как ядерных, так и пластидных ДНК.

Из сказанного ясно, что бездумное использование результатов геносистематики сегодня не может не приводить к сомнительным выводам. По этой причине детально анализировать другую, систематическую часть работы А. Б. Шипунова вряд ли стоит, так как она основана на шатком фундаменте.

Можно сделать лишь несколько замечаний. Так, в разделах 2.1 и 2.2 автор обсуждает проблему монофилии разных семейств цветковых, для чего на сегодня накоплено недостаточно данных, но почему-то даже не упоминает, что на самом деле одним из реальных достижений геносистематики являются весьма надежные данные о монофилии всей группы в целом. Это подтверждает одну из конкурировавших до недавнего времени альтернативных гипотез (монофилия—полифилия).

Не менее важным достижением геносистематики представляется мне решение вопроса о предполагавшейся близости гнетовых и покрытосеменных. Из многочисленных работ следует, что голосеменные также монофилетичны, а гнетовые обнаруживают родство не с покрытосеменными, а с хвойными.

Конечно, А. Б. Шипунов может сослаться на то, что большинство из цитированных мною работ опубликовано уже после того, как его статья была сдана в печать. На самом деле все основные возражения были высказаны задолго до публикации А. Б. Шипунова (Антонов, 1999, 2000а, б).

Благодарности

Настоящая работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 03-04-48831а).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Антонов А. С. Существуют ли молекулярные предпосылки ревизии филогении и системы высших растений? // Журн. общ. биол. 1999. Т. 60. № 3. С. 245—276.

Антонов А. С. О возможных причинах расхождений взглядов фено- и геносистематиков на филогению и систему высших растений // Бот. журн. 2000а. Т. 85. № 1. С. 3—11.

Антонов А. С. Основы геносистематики высших растений. М., 2000б. 135 с.

Гречко В. В. Молекулярные маркеры ДНК в изучении филогении и систематики // Молек. биол. 2002. Т. 38. С. 1013—1033.

Чаргафф Э. Белибердинское столпотворение // Химия и жизнь. 1976. № 1. С. 45—49.

Шипунов А. Б. Система цветковых растений: синтез традиционных и молекулярно-генетических подходов // Журн. общ. биол. 2003. Т. 64. № 6. С. 501—509.

Яцентюк С. П. Молекулярная филогения моховидных и плауновидных по результатам анализа некоторых последовательностей хлоропластной ДНК: Дис. ... канд. биол. наук. М., 2001. 114 с.

Chargaff E. Essays on nucleic acids. Elsevier: Amsterdam.—L.—N. Y., 1963.

Cornelli P. S., Ward R. G. Mitochondrial genes and mammalian phylogenies: increasing the reliability of branch length estimation // Mol. Biol. Evol. 2000. Vol. 17. N 2. P. 224—234.

Crawford D. J. Plant macromolecular systematics in the past 50 years: one view // Taxon. 2000. Vol. 49. P. 479—501.

Davies T. J., Barraclough T. G., Chase M. W., Soltis P. S., Soltis D. E. Darwin's abominable mystery: insights from a supertree of the angiosperms // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 2004. Vol. 101. N 7. P. 1904—1909.

Duvall M. R., Ervin A. B. 18S gene trees are positively misleading for monocot/dicot phylogenies // Mol. Phylogenet. Evol. 2004. Vol. 30. P. 97—106.

Gontcharov A., Marin B., Melkonian M. Are combined analyses better than single gene phylogenies? A case study using SSU rDNA and *rbc*L sequence comparisons in the *Zygnematophyceae* (*Streptophyta*) // Mol. Biol. Evol., 2004. Vol. 21. N 3. P. 612—624.

Goremykin V. V., Hirsch-Ernst K. I., Wollf S., Hellwig F. H. The chloroplast genome of the basal angiosperm *Calycanthus fertilis* — structural and phylogenetic analysis // Plant Syst. Evol. 2003. Vol. 242. P. 119—135.

Hilu K. W., Borsch T., Muller K. et al. Angiosperm phylogeny based on *mat*K sequence information // Amer. J. Bot. 2003. Vol. 90. P. 1758—1776.

Kellogg E. A., Juliano N. D. The structure and function of RuBisCo and their implications for systematic studies // Amer. J. Bot. 1997. Vol. 84. N 3. P. 413—428.

Klak C., Khunou A., Reeves G., Hedderson T. A phylogenetic hypothesis for the *Aizoaceae* (*Caryophyllales*) based on four plastid DNA regions // Amer. J. Bot. 2003. Vol. 90. P. 1433—1445.

Magallon S., Sanderson M. J. Relationships among seed plants inferred from highly conserved genes: sorting comflicting phylogenetic signals among ancient lineages // Amer. J. Bot. 2002. Vol. 89. P. 1991—2006.

Miya M., Nishida M. Use of mitogenomic information in teleostean molecular phylogenetics: a tree-based exploration under the maximum-parsimony optimality criterion // Mol. Phylogenet. Evol., 2000. Vol. 17. N 3. P. 264—280.

Miya M., Kawaguchi A., Nishida M. Mitogenomic extrapolation of higher teleostean phylogenies: a case study for moderate-scale evolutionary genomics with 38 newly determined complete mitochondrial DNA sequences // Mol. Biol. Evol. 2001. Vol. 18. P. 1993—2009.

Rivadavia F., Kondo K., Kato M., Hasebe M. Phylogeny of sundews, *Drosera* (*Droseraceae*) based on chlorolast *rbc*L and nuclear 18S ribosomal DNA sequences // Amer. J. Bot. 2003. Vol. 90. P. 123—130.

Rokas A., Williams B. L., King N., Carroll S. B. Genome scale approaches to resolving incongruence in molecular phylogenies // Nature. 2003. Vol. 425. P. 798—804.

Rydin C., Kallersjo M., Friis E. M. Seed plant relationships and the systematic position of *Gnetales* based on nuclear and chloroplast DNA: Conflicting data, rooting problems, and the monophyly of conifers // Int. J. Plant. Sci. 2002. Vol. 163. N 2. P. 197—214.

Samigullin T. Kh., Yacentyuk S. P., Degtyaryeva G. V. et al. 2002. Paraphyly of bryophytes and close relationship of hornworts and vascular plants inferred from analysis of chloroplast rRNA ITS (cpITS) sequences // Arctoa. Vol. 11. P. 31—43.

Takhtajan A. L. Diversity and classification of flowering plants N. Y.: Columbia Univ. Press. 1997.

Thorne R. F. The classification and geography of the flowering plants: dicotyledons of the class angiospermae // Bot. Review. 2000. Vol. 66. N 4. P. i—ii.

Thorne R. F. The classification and geography of the monocotyledon subclasses *Alismatidae*, *Liliidae*, and *Commelinidae* of the class *Angiospermae* [Electronic resource. Mode of access: http://www.monocots3.org/classif.pdf]. 2002.

SUMMARY

Over last years, several attempts were made to revisit the system of flowering plants within the framework of comparative DNA sequence data. One of such reappraisals was published recently in a Russian journal (Shipunov, 2003). Hereby, sources of inconsistency in molecular benchmark used for this revision are discussed with the conclusion that contemporary molecular evidence generally does not suffice to refute older and establish novel systems of flowering plants. However, certain evidence from genosystematic studies can really help scientists to distinguish between concurrent phylogenetic systems.

УДК 581.55

© В. Х. Лебедева, М. Ю. Тиходеева, В. С. Ипатов

ОЦЕНКА ВЛИЯНИЯ ДЕРЕВЬЕВ НА ВИДЫ ТРАВЯНО-КУСТАРНИЧКОВОГО И МОХОВОГО ЯРУСОВ В СОСНЯКЕ ЧЕРНИЧНО-ЗЕЛЕНОМОШНОМ

V. Kh. LEBEDEVA, M. Yu. TIKHODEYEVA, V. S. IPATOV.

ESTIMATION OF TREE LAYER INFLUENCE ON SOIL COVER PLANTS SPECIES IN BILBERRY-MOSS PINE FOREST

Санкт-Петербургский государственный университет
199034 С.-Петербург, Университетская наб., 7/9
Тел. (812) 3281472
E-mail: ipatov@op5241.spb.edu
Поступила 10.10.2005

Рассматриваются различные методы оценки степени воздействия древостоя на виды напочвенного покрова в сосняке чернично-зеленомошном на о-ве Коневец (Ладожское оз.). С помощью оригинального показателя напряженности фитогенного поля, учитывающего параметры дерева и его кроны и расстояние до объекта воздействия, проведен сравнительный анализ силы воздействия разных пород деревьев (сосен, елей и березы) на опад и виды травяно-кустарничкового и мохового ярусов. Предложен оригинальный показатель фитоценотической силы дерева. С помощью методов корреляционного, однофакторного и многофакторного дисперсионного анализов выделены группы видов, приуроченных к разным типам микрорельефа, разобраны их ценотические взаимоотношения, проведена сравнительная оценка воздействия на них факторов микрорельефа, опада, древостоя, в том числе с вычетом совместного влияния видов и факторов.

Ключевые слова: экотоп, биотоп, взаимоотношения растений, фитогенное поле, сосняк чернично-зеленомошный.

Изучение факторов, определяющих характер напочвенного покрова в лесных сообществах, всегда интересовало многих авторов. Большинство из них отмечает, что состав, обилие и распределение травяно-кустарничкового и мохового ярусов в лесах определяется условиями экотопа (влажностью и богатством почвы, причем часто не по отдельности, а в комплексе) и биотопа (главным образом влиянием древостоя, через перераспределение количества осадков, изменение освещенности, образование опада, корневой конкуренцией со стороны деревьев), ценотическими отношениями между видами, их биологическими и популяционными особенностями, а также фактором времени (Арискина, 1962; Банникова, 1967; Кирикова, 1975; Котов, 1983; Сеннов, 1984; Маслов, 1986; Агафонова, 1998; Санникова, 2001; Zvereva, Kozlov, 2004; Егошина и др., 2005). В данной статье продолжено изучение влияния древесного полога на виды травяно-кустарничкового и мохового ярусов в сосняке чернично-зеленомошном, предпринятое ранее (Лебедева, Тиходеева, 2003; Лебедева, Тиходеева, Ипатов, 2005).

Материал и методика

Исследуемый нами сосняк чернично-зеленомошный представляет собой стадию автогенной сукцессии в процессе формирования ельника чернично-зеленомошного и занимает участок на первой озерной террасе в юго-восточной части о-ва Коневец (Ладожское оз.). Характер отложений, слагающих террасу, преимущественно песчано-валунный, на них сформировались поверхностно-подзолистые почвы: под 2—4-сантиметровым слоем подстилки следует небольшая (до 5—7 см) оподзоленная прослойка (A_1A_2), непосредственно под которой залегает гумусово-иллювиальный горизонт АВ мощностью до 20 см, постепенно переходящий в почвообразующую породу.

1-й ярус древостоя образуют 150-летние сосны (табл. 1). Во 2-м ярусе произрастают 50—60-летние сосны, но ведущая роль в нем принадлежит 60-летним елям. В древостое были отмечены отдельные экземпляры 100-летних елей, которые по морфометрическим характеристикам и положению в сообществе следует также отнести ко 2-му ярусу. Кроны сосен 1-го яруса ажурные, широкие и высоко подняты над землей. Сосны 2-го яруса имеют вытянутые и асимметричные кроны. У елей кроны низко посаженные, пирамидальные и густые. Помимо сосны и ели на исследуемом участке леса были зафиксированы единичные особи старых берез, находящихся в субсенильном состоянии и занимающих положение в 1-м ярусе. Подрост представлен примерно в равных соотношениях сосной и елью, со средней плотностью 3 тыс./га. Возраст сосны и ели в подросте варьирует от 16 до 30 лет, а их высота достигает 30—150 см соответственно. Также в подросте были отмечены отдельные особи березы 5—10-летнего возраста. Для напочвенного покрова характерно преобладание зеленых мхов (среднее проективное покрытие 77 %, при этом *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt дает 46 %, *Hylocomium splendens* (Hedw.) B. S. G. — 22, *Dicranum polysetum* Sw. — 9 %). В травяно-кустарничковом ярусе (47 %) доминирует *Vaccinium myrtillus* L. (31 %), достаточно много *V. vitis-idaea* L. (17 %), менее обильны *Linnaea borealis* L. и *Avenella flexuosa* (L.) Drej. (по 3 %). В целом в сосняке высоко значение индекса биотической дисперсии Коха (40 — по числу видов и 59 — по проективному покрытию, что говорит о достаточно высокой гомогенности растительности напочвенного покрова участка). Общее покрытие опада здесь невелико и составляет 24 %.

В сосняке закладывалась пробная площадь 20 × 20 м, на которой с помощью координатной сетки фиксировалось положение деревьев и подроста, определялись их высота и диаметр ствола, высота прикрепления кроны, вертикальная и горизонтальная проекции кроны. Также проводились подробные описания напочвенного покрова на площадках 0.1 м^2 с указанием проективного покрытия видов, общего

ТАБЛИЦА 1

Характеристика древостоя пробной площади в сосняке чернично-зеленомошном

Порода	Возраст, лет	Число особей	Высота, м, средняя (максимальная)	Диаметр, см, средний (максимальный)	Диаметр кроны, м
Сосна	150	7	21 (23)	24 (27)	6—8
	55	6	9 (15)	7.5 (12)	1.5—3
Ель	100	2	14 (16)	20 (25)	4—5
	55	18	5 (9)	6 (8)	2—3.5
Береза	120	1	21	47.5	10

количества опада и особенностей микрорельефа, таких как фон, — ровные участки вне крон деревьев, повышения, понижения, пристволовые повышения и пни. Всего было описано 495 площадок.

При обработке собранных материалов подсчитывались значения коэффициентов корреляции Пирсона и значения квадратов корреляционных отношений, по значениям групповых средних строились эмпирические линии регрессии. Для того чтобы исключить влияние фактора микрорельефа на взаимовлияние видов друг на друга, в дисперсионном анализе использовались только фоновые площадки. Для вычленения степени влияния микрорельефа, наоборот, отбирались площадки, отличающиеся от фона (понижения, повышения различного происхождения, отдельно — пристволовые повышения деревьев и пни). С помощью дисперсионного анализа оценивалась сила влияния факторов опада, микрорельефа, обилия отдельных видов и суммарного влияния соседних видов, а также случайных и неучтенных факторов на исследуемые виды напочвенного покрова. По результатам корреляционного и дисперсионного анализов, а также по средним значениям покрытий видов на разных типах местообитаний виды разбивались на группы, отражающие их фитоценотические предпочтения.

При анализе влияния на напочвенный покров отдельных особей и древостоя в целом нами использовался оригинальный показатель напряженности **фитогенного поля** (F) (Лебедева, Тиходеева, Ипатов, 2005). При его расчете учитываются морфометрические характеристики каждого дерева: диаметр ствола (d), диаметр кроны (D), высота дерева (H), высота прикрепления кроны (h), а также расстояние до точки воздействия (L). Расчет значения показателя напряженности фитогенного поля осуществляется следующим образом:

$$F = \sum^{n} \frac{dD(H - h)}{hL^2}.$$

Если эту формулу применять не для древостоя в целом, а для отдельного дерева и убрать из ее знаменателя квадрат расстояния, то полученный показатель (f)

$$f = \frac{dD(H - h)}{h}$$

можно использовать как характеристику **фитоценотической силы** каждого дерева. Силу в данном случае следует воспринимать как заимствованное из механики понятие, отражающее меру воздействия механического тела (в нашем случае дерева) через посредство создаваемого им поля (в нашем случае фитогенного поля, проявляющегося в трансформации светового потока, проникновения осадков, накоплении опада, формировании напочвенного покрова и т. д.).

Результаты и обсуждение

Оказалось, что значения фитоценотической силы сильно варьируют в зависимости от породы и возраста дерева. Расчет феноценотической силы (f) для отдельных деревьев показал, что для высоких 100-летних елей с низко посаженными мощными кронами она равна 40— 60 единицам. Для молодых елей высотой 2—6 м значение f резко падает и составляет 0.1—2.5 единицы. Для старых сосен с высоко посаженными кронами этот показатель варьирует в зависимости от параметров дерева от 0.7 до 2.5 единиц, а для старой березы с высоко посаженной наполовину разрушенной асимметричной кроной он равен 8.7.

Поскольку величины фитоценотической силы отражают ценотическую роль деревьев, нам показалось интересным посмотреть, каким образом влияют деревья разных пород и разной фитоценотической силы на различном расстоянии от ствола на напочвенный покров (проективное покрытие травяно-кустарничковых видов и мхов, а также на количество опада). Для этого нами были рассчитаны значения квадратов корреляционных отношений для влияния напряженности фитогенного поля различных деревьев и коэффициенты корреляции Пирсона (табл. 2).

Проведенный анализ показал, что, несмотря на большую высоту и расположение в господствующем ярусе, отдельные сосны не оказывают сильного направленного действия на напочвенный покров, что, очевидно, связано со значительной высотой прикрепления их крон (7—10 м) и низкими значениями фитоценотической силы (табл. 2). Достоверных коэффициентов корреляции не обнаружено, линии регрессии не всегда однозначно говорят о характере связей. Выявлено отрицательное влияние напряженности фитоценотического поля сосен на опад, травяно-кустарничковый ярус, *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *Linnaea borealis* и положительное влияние на совокупность мхов и *Pleurozium schreberi* (по линиям регрессии — рис. 1). Это подтверждается и другими нашими данными о средних значениях количества опада и проективном покрытии видов на различных типах микрорельефа (табл. 3). Так, количество опада и обилие травяно-кустарничковых видов на пристволовых повышениях сосен достоверно меньше, чем на фоне, а обилие *Pleurozium schreberi* достоверно больше. Отрицательные связи с количеством опада вызваны, очевидно, высоким расположением крон и рассеиванием опада по большой площади, а также простым механическим осыпанием опада непосредственно с пристволовых повышений. Положительные же связи со мхами и *Pleurozium schreberi* обусловлены хорошим дренажом на пристволовых повышениях сосен и дополнительным минеральным питанием со смывными водами. А. А. Маслов (1986) также отмечал, что максимальное количество мхов, *Pleurozium schreberi*, а также трав и кустарничков наблюдается в условиях мощной подстилки у стволов сосен и по краю их крон. Наши данные подтверждают это только в отношении мхов. Возможно, это вызвано обнаруженным общим антагонизмом мхов и травяно-кустарничковых видов (табл. 4).

Растущая на участке старая большая береза с разрушенной раскидистой кроной, прикрепленной на высоте 8 м, оказывает слабое воздействие на напочвенный покров (табл. 2). Отрицательное воздействие ее на опад объясняется, очевидно, аналогично действию сосен. Положительное влияние на общее проективное покрытие вызвано, возможно, обогащением почвы березовым опадом, хотя по линиям регрессии видно, что пики обилия травяно-кустарничковых видов в целом и отдельно для *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea* находятся на некотором расстоянии от ствола березы (при значении напряженности фитогенного поля в 1 у. е.) (рис. 2). Линии регрессии для отдельных видов мхов озадачивают своим сложным ходом, который вызван, как нам кажется, в большей степени не воздействием березы, а ценотическими взаимоотношениями самих мхов друг с другом (например, точка со значением напряженности 2—3 у. е. отражает отрицательные связи *Pleurozium schreberi* и *Hylocomium splendens* с *Dicranum polysetum*). Таким образом, воздействие высоких деревьев (это касается как сосен, так и берез) с высоко посаженными широкими кронами оказывается размазанным и не всегда четко выраженным, кроме того, здесь накладывается влияние и других факторов (например, ценотических).

Еще более слабое воздействие на произрастающие под ними виды оказывают маленькие ели (высотой 2—6 м, высотой прикрепления крон 0.05—0.8 м, диа-

ТАБЛИЦА 2

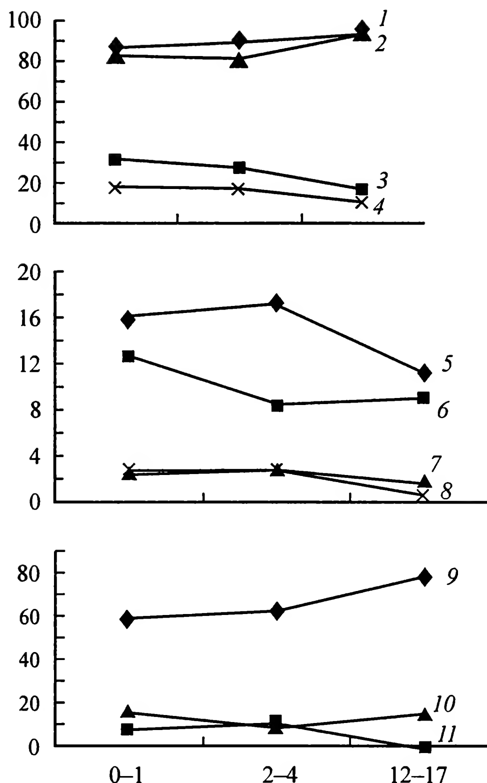
Значения квадратов корреляционных отношений (η^2) для влияния напряженности фитогенных полей разных деревьев и коэффициентов корреляции (r) в сосняке чернично-зеленомошном

Число площадок	Большая ель		Маленькие ели		Береза		Сосны	
	126		188		80		141	
	η^2	r	η^2	r	η^2	r	η^2	r
Общее проективное покрытие	**(−)0.57**	**−0.53**	0.06	−0.04	**(+)0.21**	0.35	(+)0.15	0.05
Травяно-кустарничковый ярус	0.2	−0.12	0.06	−0.03	**(+−)0.21**	0.07	(−)0.16	−0.05
Моховой ярус	**(−)0.68**	**−0.67**	0.03	0.02	(+)0.10	**0.28**	(+)0.15	0.07
Опад	**(+)0.67**	**0.67**	(+)0.04	0.05	(−)0.09	**−0.25**	**(−)0.21**	0.04
Vaccinium myrtillus	**(−)0.27**	**−0.21**	**(+−)0.09**	0.02	**(+−)0.26**	0.11	(−)0.13	−0.16
V. vitis-idaea	**(−)0.27**	**−0.21**	0.02	−0.04	0.05	−0.03	**(−)0.35**	−0.05
Linnaea borealis	**(+)0.4**	**0.42**	0.03	−0.03	0.03	−0.03	**(−)0.25**	0.06
Avenella flexuosa	**(+)0.4**	**0.42**	0.01	0.06	0.04	−0.02	0.15	0.16
Trientalis europaea	0.14	−0.14	0.01	−0.04	**(+)0.20**	**0.42**	**(+−)0.36**	−0.12
Melampyrum pratense	**(−)0.29**	−0.1	0.02	−0.05	0.04	0.06	0.11	0.01
Calluna vulgaris	**(−)0.30**	−0.17	0.01	−0.05	0.01	−0.08	0.11	0.08
Maianthemum bifolium	0.06	0.04	0.00	−0.02	—	—	**0.27**	0.06
Pleurozium schreberi	**(−)0.27**	**−0.27**	0.05	0.09	0.07	0.03	(+)0.14	0.01
Dicranum polysetum	0.17	−0.13	**(+)0.10**	0.07	0.07	−0.22	0.17	−0.15
D. scoparium	(+)0.15	**0.35**	0.01	−0.01	0.02	−0.11	0.15	0.11
Hylocomium splendens	**(−)0.29**	**−0.27**	**(−)0.09**	−0.12	**(+−)0.12**	0.13	0.14	0.09

Примечание. Здесь и в табл. 3—6: влияющий фактор или вид расположен в верхней строке, фактор или вид, на который влияют, — в левом столбце; значения квадратов корреляционных отношений, достоверные на уровне значимости 0.05, выделены жирным шрифтом; знак связи (в скобках) устанавливался по знаку достоверного коэффициента корреляции Пирсона и по характеру наклона эмпирической линии регрессии.

Рис. 1. Влияние напряженности фитогенного поля сосен на проективное покрытие видов и опад в сосняке чернично-зеленомошном.

1 — общее проективное покрытие, *2* — мхи, *3* — травы и кустарнички, *4* — опад, *5* — *Vaccinium myrtillus*, *6* — *V. vitis-idaea*, *7* — *Linnaea borealis*, *8* — *Avenella flexuosa*, *9* — *Pleurozium schreberi*, *10* — *Hylocomium splendens*, *11* — *Dicranum polysetum*. По оси абсцисс — напряженность фитогенного поля, у. е.; по оси ординат — проективное покрытие видов и опада, %.



метром крон 1.5—1.7 м и диаметром стволика 0.04—0.05 м). Анализ выявил единичные достоверные связи: отрицательное влияние напряженности фитогенного поля на *Hylocomium splendens*, положительное — на *Dicranum polysetum* (табл. 2), подтверждаемые и линиями регрессии (рис. 3). Сходные закономерности были отмечены и другими авторами: преимущественное развитие *Hylocomium splendens* на фоне (Маслов, 1986) и приуроченность *Dicranum polysetum* к кронам елей в связи с его тенелюбивостью и благоприятным воздействием на него смывных вод со стволов елей (Тархова, Ипатов, 1975). Положительное влияние маленьких елей на количество опада заметно только по линиям регрессии (рис. 3). Знак достоверной связи с *Vaccinium myrtillus* по линии регрессии также трудно поддается интерпретации, очевидно, здесь имеет место наложение каких-то других факторов. Хотя при увеличении выборки и включении в нее всех особей небольших елей, для которых не проводилось измерение параметров кроны, обнаружено, что под пологом елового подроста происходит достоверное увеличение количества опада, снижение среднего значения проективного покрытия мхов, а также отдельно проективного покрытия *Pleurozium schreberi* и *Hylocomium splendens*, тогда как изменения травяно-кустарничкового яруса не наблюдается (табл. 3). Таким образом, мы можем констатировать слабое воздействие маленьких елей на виды напочвенного покрова, что связано с небольшим количеством образуемого ими опада и достаточным количеством света, проникающего под их кроны. Эти изменения среды вызывают некоторое снижение обилия мхов, тогда как травяно-кустарничковые виды развиваются без изменений. Это подчеркивает еще раз высокую чувствительность мхов к воздействию опада (Арискина, 1962; Тархова, 1970; Тархова, Ипатов, 1975; Лебедева, Тиходеева, Ипатов, 2005).

Проведенный анализ показал, что наиболее сильное влияние на количество опада и обилие видов напочвенного покрова оказывает большая ель (высотой 16 м, с высотой прикрепления кроны 0.4 м, диаметром кроны 5.3 м, диаметром ствола 0.29 м). Обнаружено сильное положительное влияние ели на количество опада, проективное покрытие *Avenella flexuosa*, *Linnaea borealis* и *Dicranum scoparium* Hedw., а также отрицательное влияние на общее проективное покрытие, покрытие видов травяно-кустарничкового и особенно мохового яруса и на покрытие отдельных видов, таких как *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *Pleurozium schreberi* и *Hy-*

ТАБЛИЦА 3

Средние значения проективного покрытия видов и опада по градациям микрорельефа в сосняке чернично-зеленомошном

Микрорельеф	Весь участок			Фон	Понижение	Повышение	Еловый подрост	Приствольное повышение сосны	Пень	Приствольное повышение ели
Число площадок	495			384	11	22	46	18	9	8
	средние	максимальные	встречаемость	средние	средние	средние	средние	средние	средние	средние
Общее проективное покрытие	84 (0.6)	100	1.00	86 (0.50)	**79 (2.7)**↓	87 (1.3)	**69 (3.4)**↓	**91 (1.3)**↑	87 (1.7)	**56 (9.4)**↓
Травяно-кустарничковый ярус	47 (1.1)	95	1.00	48 (1.20)	59 (4.1)	**60 (5.2)**↑	47 (3.8)	**27 (4.7)**↓	42 (8.1)	46 (7.5)
Моховой ярус	77 (0.9)	95	1.00	79 (0.94)	**61 (7.8)**↓	81 (3.3)	**60 (3.8)**↓	85 (4.2)	84 (3.4)	**30 (11.3)**↓
Опад	24 (0.8)	100	1.00	23 (0.87)	**35 (6.9)**↑*	20 (2.8)	**38 (3.3)**↑	**16 (1.7)**↓	**16 (3.4)**↑	**71 (11.4)**↑
Vaccinium myrtillus	31 (1.3)	95	0.94	31 (1.3)	33 (4.1)	**42 (5.1)**↑	35 (3.8)	**9 (2.3)**↓	41 (8.9)	**17 (6.5)**↓
V. vitis-idaea	17 (0.6)	70	0.95	17 (0.7)	17 (5.8)	**23 (3.4)**↑	14 (1.8)	15 (3.7)	13 (3.5)	**7 (2.7)**↓
Linnaea borealis	3 (0.3)	60	0.65	4 (0.3)	3 (1.3)	2 (0.6)	2 (0.4)	3 (1.1)	2 (1.2)	**17 (4.0)**↑
Avenella flexuosa	3 (0.3)	55	0.73	3 (0.3)	7 (2.5)	**1 (0.3)**↓	2 (0.7)	**1 (0.6)**↓	**1 (0.6)**↓	**8 (3.1)**↑*
Trientalis europaea	0.3 (0.06)	15	0.14	0.2 (0.04)	2 (1)		0.4 (0.2)	2 (0.9)	0.1 (0.1)	
Melampyrum pratense	0.3 (0.04)	15	0.24	0.3 (0.03)	1 (0.2)	1 (0.7)	0.1 (0.02)	0.1 (0.1)		
Luzula pilosa	0.2 (0.03)	5	0.16	0.2 (0.03)	0.4 (0.2)	0.1 (0.1)	0.2 (0.1)	0.4 (0.3)		
Calluna vulgaris	1 (0.2)	30	0.14	0.9 (0.2)	3 (1.9)	3 (1.6)	0.2 (0.2)		2 (1.7)	
Ledum palustre	0.1 (0.05)	20	0.01	0.1 (0.1)						
Pleurozium schreberi	46 (1.4)	95	0.95	47 (1.6)	35 (10.7)	42 (8.3)	**37 (3.8)**↓	**67 (7.6)**↑	**63 (9.7)**↑	**21 (11.8)**↓
Dicranum polysetum	9 (0.7)	85	0.56	10 (0.8)	2 (0.7)	3 (1.4)	9 (1.9)	10 (5.5)	6 (4.6)	**3 (1.6)**↓
D. scoparium	1 (0.2)	60	0.05	1 (0.2)				1 (0.5)	1 (0.1)	**6 (3.2)**↑*
Hylocomium splendens	22 (1.4)	95	0.49	23 (1.6)	26 (8.7)	**37 (8.0)**↑*	**14 (3.3)**↓	**8 (4.5)**↓	15 (9.5)	
Aulacomnium palustre	1 (0.1)	65	0.03	1 (0.3)			0.1 (0.1)			

Примечание. В скобках приведены ошибки средних; жирным шрифтом выделены средние значения, достоверно отличающиеся от фона на уровне значимости 0.95 (для значений со звездочкой — 0.90); стрелками показан характер изменений по отношению к фону.

ТАБЛИЦА 4

Значения квадратов корреляционных отношений для связей между видами, видами и опадом в сосняке чернично-зеленомошном

	Травяно-кустарничковый ярус	Моховой ярус	Опад	*Vaccinium myrtillus*	*Vaccinium vitis-idaea*	*Linnaea borealis*	*Avenella flexuosa*	*Calluna vulgaris*	*Pleurozium schreberi*	*Dicranum polysetum*	*Hylocomium splendens*
Общее проективное покрытие			**(−)0.50**								
Травяно-кустарничковый ярус		**(−)0.21**	**(+)0.17**						**(−)0.29**	**(+)0.49**	(+)0.29
Моховой ярус	**(−)0.10**		**(−)0.85**	**(−)0.09**	0.05	**(+)0.18**	0.20	(−)0.10			
Опад	**(+)0.39**	**(−)0.82**		(+)0.18	**(+)0.07**	0.10	(−)0.17	0.06	**(−)0.56**	0.15	(−)0.38
Vaccinium myrtillus		**(−)0.16**	**(+)0.10**		**(+)0.12**	(−)0.03	(−)0.16	(+)0.03	(−)0.18	**(+)0.45**	(+)0.21
V. vitis-idaea		**0.12**	**(+)0.08**	**(+)0.13**		(−)0.14	(−)0.12	(+)0.04	(−)0.30	(+)0.22	(+)0.30
Linnaea borealis		(+)0.03	0.02	**(−)0.08**	(−)0.03		**(+)0.24**	(−)0.03	0.31	0.16	**0.46**
Avenella flexuosa		0.04	**0.05**	**(−)0.18**	**(−)0.06**	**(+)0.20**		(−)0.01	0.14	(−)0.29	0.16
Calluna vulgaris		0.02	0.01	**(+)0.11**	(+)0.04	(−)0.06	(−)0.11		(−)0.30	0.24	**0.49**
Melampyrum pratense		(+)0.03	0.03	0.08	**(+)0.08**	0.12	0.03	**(+)0.14**	0.21	0.19	0.10
Pleurozium schreberi	**(−)0.14**		**(−)0.16**	**(−)0.10**	(−)0.06	0.12	0.09	**(+−)0.14**		(−)0.09	(−)0.36
Dicranum polysetum	0.06		0.04	0.06	0.03	0.05	0.10	0.03	(−)0.28		(−)0.25
D. scoparium	0.03		0.05	(−)0.03	0.02	0.11	0.03	0.01	0.32	0.05	0.02
Hylocomium splendens	**(+)0.09**		**(−)0.08**	(+)0.06	**(+)0.06**	0.14	0.07	0.01	(−)0.32	(−)0.28	

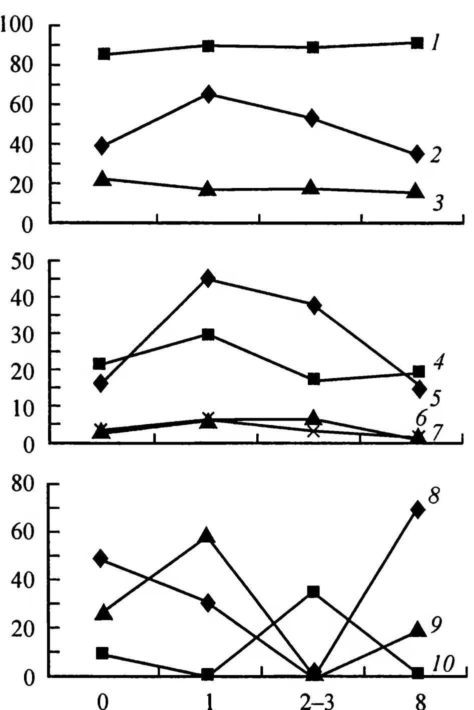


Рис. 2. Влияние напряженности фитогенного поля березы на проективное покрытие видов и опад в сосняке чернично-зеленомошном.

1 — мхи, *2* — травы и кустарнички, *3* — опад, *4* — *Vaccinium vitis-idaea*, *5* — *V. myrtillus*, *6* — *Avenella flexuosa*, *7* — *Linnaea borealis*, *8* — *Pleurozium schreberi*, *9* — *Hylocomium splendens*, *10* — *Dicranum polysetum*. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

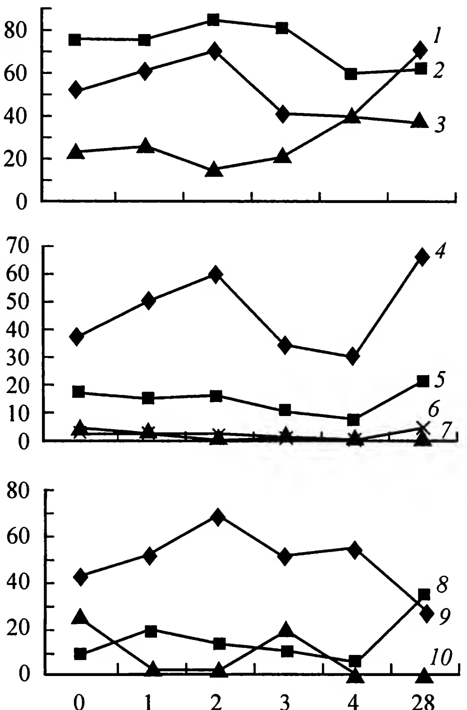


Рис. 3. Влияние напряженности фитогенного поля маленьких елей на проективное покрытие видов и опад в сосняке чернично-зеленомошном.

1 — травы и кустарнички, *2* — мхи, *3* — опад, *4* — *Vaccinium myrtillus*, *5* — *V. vitis-idaea*, *6* — *Avenella flexuosa*, *7* — *Linnaea borealis*, *8* — *Dicranum polysetum*, *9* — *Pleurozium schreberi*, *10* — *Hylocomium splendens*. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

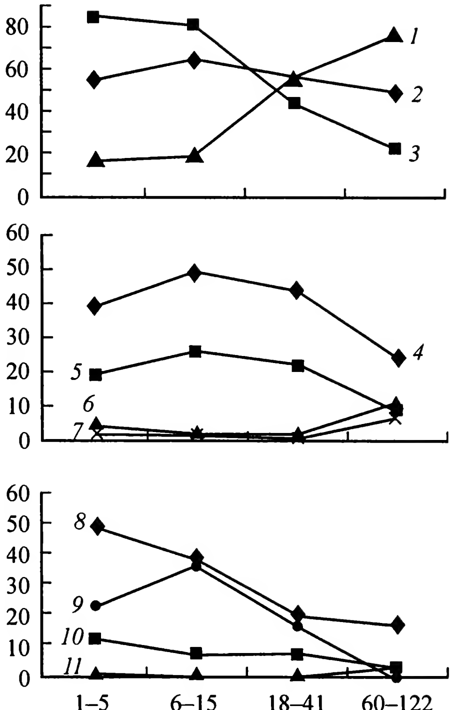


Рис. 4. Влияние напряженности фитогенного поля большой ели на проективное покрытие видов и опад в сосняке чернично-зеленомошном.

1 — опад, *2* — травы и кустарнички, *3* — мхи, *4* — *Vaccinium myrtillus*, *5* — *V. vitis-idaea*, *6* — *Linnaea borealis*, *7* — *Avenella flexuosa*, *8* — *Pleurozium schreberi*, *9* — *Hylocomium splendens*, *10* — *Dicranum polysetum*, *11* — *D. scoparium*. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

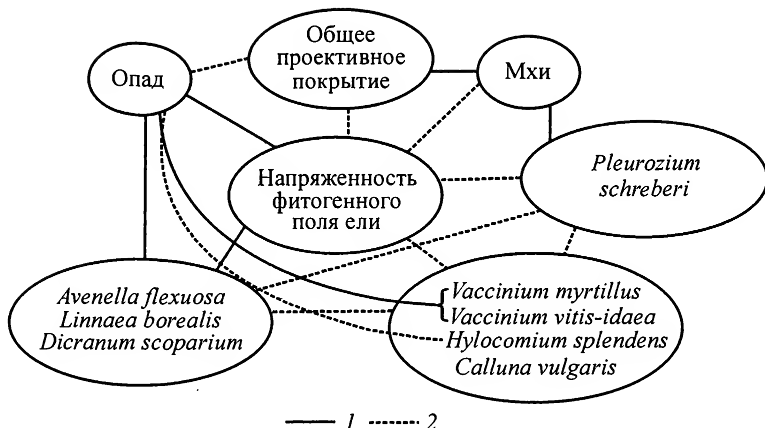


Рис. 5. Схема взаимосвязей напряженности фитогенного поля ели, опада и проективного покрытия сопряженных видов травяно-кустарничкового и мохового ярусов в сосняке чернично-зеленомошном.
1 — положительные связи, *2* — отрицательные связи.

locomium splendens (табл. 2; рис. 4). Полученные закономерности находят свое объяснение в характере воздействия опада, предпочтении видами различных типов микрорельефа и ценотических взаимоотношениях между видами.

Обнаружено, что о п а д отрицательно влияет на покрытие мхов в целом и по отдельности на *Pleurozium schreberi* и *Hylocomium splendens* (тип влияния — «изживание—ограничение», «изживание—элиминация») (по: Ипатов, Кирикова, 1999). Кроме того, по данным корреляционного и дисперсионного анализа и средним значениям покрытий видов на разных типах местообитаний были выделены группы положительно и отрицательно связанных друг с другом видов (рис. 5). Так, *Pleurozium schreberi* оказался отрицательно связан с другими видами напряженностью фитогенного поля ели и опадом. Этот вид достигает максимального обилия вне крон елей на пристволовых повышениях сосен и пнях, где меньше количество опада (табл. 3).

Также было обнаружено положительное влияние опада на травы и кустарнички в целом и отдельно на *Vaccinium myrtillus* и *V. vitis-idaea* (табл. 4). Но по линиям регрессии видно, что при общей положительной тенденции во влиянии опада на травяно-кустарничковый ярус, при большом обилии опада наблюдается снижение покрытия травяно-кустарничковых видов (рис. 6), т. е. здесь влияние опада идет по типу «благоприятствование—изживание». Это подтверждается и отрицательными связями с напряженностью фитогенного поля ели (рис. 5). Т. е. непосредственно под кроной ели создаются неблагоприятные условия (по освещенности и влажности почвы) для *Vaccinium myrtillus* и *V. vitis-idaea*. Снижение обилия *Vaccinium myrtillus* и *V. vitis-idaea*, отсутствие особей в генеративном состоянии под кронами елей отмечали ранее и другие авторы, причем подчеркивалось, что *V. vitis-idaea* выносит большее затенение и даже может увеличивать покрытие, в частности, благодаря высокому содержанию магния (Сахарова, 1966; Ипатов и др., 1995; Дмитриева, 2001). В нашем случае оба вида одинаково реагируют на увеличение количества опада под елью (одинаковы значения r, η^2, линии регрессии идут синхронно). Пик обилия этих видов расположен на некотором расстоянии от ствола, возможно на краю кроны. Подобная закономерность была описана ранее (Ипатов, Кирикова, 2001) и связана с благоприятными условиями на краю кроны елей, в частности стоком воды с кроны и оптимальными условиями освещения—зате-

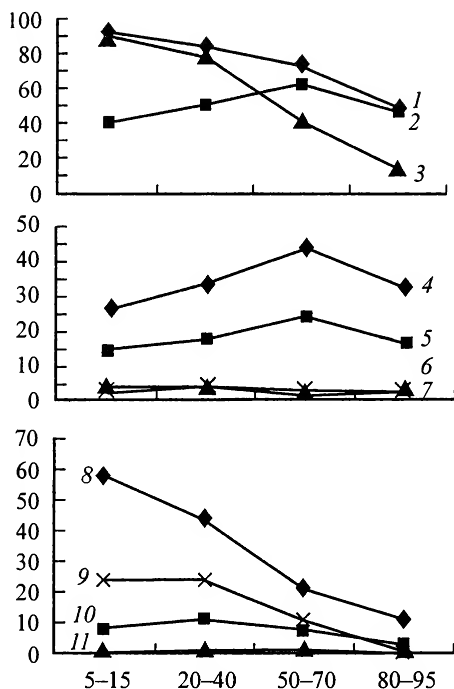


Рис. 6. Влияние опада на проективное покрытие трав, кустарничков и мхов в сосняке чернично-зеленомошном.

1 — общее проективное покрытие, *2* — травы и кустарнички, *3* — мхи, *4* — *Vaccinium myrtillus*, *5* — *V. vitis-idaea*, *6* — *Linnaea borealis*, *7* — *Avenella flexuosa*, *8* — *Pleurozium schreberi*, *9* — *Hylocomium splendens*, *10* — *Dicranum polysetum*, *11* — *D. scoparium*. По оси абсцисс — проективное покрытие опада, %; по оси ординат — проективное покрытие видов, %.

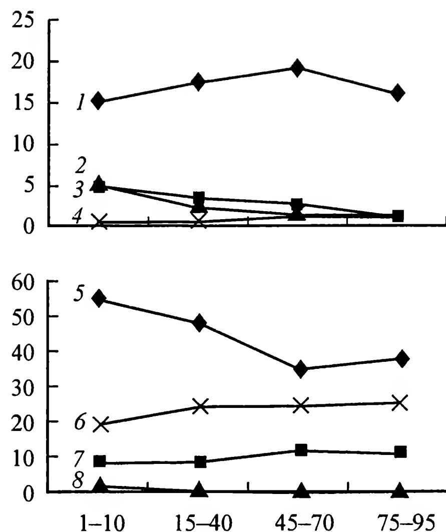


Рис. 7. Влияние *Vaccinium myrtillus* на проективное покрытие видов в сосняке чернично-зеленомошном.

1 — *Vaccinium vitis-idaea*, *2* — *Linnaea borealis*, *3* — *Avenella flexuosa*, *4* — *Calluna vulgaris*, *5* — *Pleurozium schreberi*, *6* — *Hylocomium splendens*, *7* — *Dicranum polysetum*, *8* — *D. scoparium*. По оси абсцисс — проективное покрытие *Vaccinium myrtillus*, %; по оси ординат — проективное покрытие видов, %.

нения. *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *Hylocomium splendens* и *Calluna vulgaris* (L.) Hull образуют группу положительно связанных между собой видов, наиболее обильных на повышенных участках микрорельефа (табл. 3). Несмотря на то что *Vaccinium myrtillus* и *V. vitis-idaea* положительно связаны с опадом, а *Hylocomium splendens* отрицательно, между собой они дают положительную связь (тип взаимодействия «благоприятствование—комфорт»). Очевидно, что эти виды сводит вместе фактор микрорельефа: возможно, на повышениях — бывших пнях — более богатые органикой почвы, что благоприятно как для эвмезотрофного *Hylocomium splendens*, так и для *Vaccinium myrtillus* (Мазная, 1990; Горожанкина и др., 2001). Одни авторы также описывали положительную сопряженность *Vaccinium myrtillus* и *V. vitis-idaea* как видов, имеющих сходные экологические амплитуды и наиболее обильных на бедных, кислых и влажных почвах (Кирикова, 1975; Рогова и др., 1985; Тимошок, 2000). В других работах подчеркивались отрицательные связи между ними в связи с конкурентными отношениями, поскольку их корневые системы находятся в одном горизонте, в основном в подстилке (Ипатов и др., 1995; Ипатов, Кирикова, 2001). В нашем случае также, несмотря на положительную связь в целом, при большом обилии *Vaccinium myrtillus* обилие *V. vitis-idaea* падает (тип взаимоотношений «благоприятствование—изживание») (рис. 7). Это и неудиви-

тельно, поскольку *Vaccinium myrtillus* обладает высокой конкурентной силой, которая связана с развитой сетью подземных побегов, образованием густых латок, достаточной высотой. Отмечается даже способность *Vaccinium myrtillus* тормозить рост всходов и подроста сосны. По сравнению с *Vaccinium myrtillus V. vitis-idaea* не является сильным эдификатором, поскольку образует разреженные куртины и негустую сеть корневищ (Зворыкина, 1969; Кирикова, 1975).

Другая группа положительно связанных между собой видов — *Avenella flexuosa*, *Linnaea borealis* и *Dicranum scoparium*, которые положительно связаны с напряженностью фитогенного поля ели и достигают максимального покрытия на приствоповом повышении ели. Достоверных связей с опадом для этих видов не выявлено. Ранее нами было обнаружено тяготение *Linnaea borealis* к приствоповым повышениям елей в ельнике чернично-зеленомошном, которое подтверждается и в сосняке (Лебедева, Тиходеева, Ипатов, 2005). А вот светолюбивую *Avenella flexuosa* трудно заподозрить в пристрастии к тени от еловых крон. Скорее всего, данную закономерность можно объяснить обнаруженным негативным влиянием видов доминирующей группы (*Vaccinium vitis-idaea* и особенно *V. myrtillus*) на *Avenella flexuosa* и *Linnaea borealis* (тип влияния — «изживание—ограничение») (табл. 4; рис. 7). Кроме того, на предыдущих рисунках также заметны противопики линий регрессий указанных пар видов, которые могут свидетельствовать об их антагонизме (рис. 1, 2, 4). Таким образом, мы видим, что разделение и сведение видов происходит по предпочтительному развитию их на разных типах микрорельефа или за счет конкурентных отношений и вытеснения их в несвойственные для них места. Итак, наиболее сильное воздействие на виды травяно-кустарничкового и мохового ярусов оказывают крупные ели благодаря образованию большого количества опада и затенению почвы. Более слабое и рассеянное воздействие оказывают сосны 1-го яруса из-за своих высоко посаженных крон. Еще слабее действуют старая береза с разрушенной кроной и небольшие ели, недостаточно затеняющие напочвенный покров и не дающие большого количества опада. Другие авторы при изучении эдификаторной силы деревьев в чистых древостоях, рассчитанной через радиус дерева и расстояние до него, получили сходные закономерности (ряд уменьшения эдификаторной силы: ель, сосна, ольха черная, береза) (Котов, 1983). Наш ряд уменьшения фитоценотической силы: ель—сосна—береза получен для смешанных древостоев. Можно отметить также, что мхи оказались более чувствительны к влиянию елей, чем виды травяно-кустарничкого яруса, что связано с их высокой чувствительностью к хвойному опаду.

Кроме традиционных методов дисперсионного анализа — подсчета квадратов корреляционных отношений и анализа линий регрессий по групповым средним — мы попытались использовать другие возможности дисперсионного анализа для оценки доли влияния того или иного фактора в варьировании опада и покрытий видов напочвенного покрова.

Сначала было оценено влияние такого фактора, как микрорельеф. Описанные нами градации (фон, повышения, приствоповые повышения, пни) рассматривались нами как градации дисперсионного комплекса единого фактора — микрорельефа (табл. 3). В табл. 5 приведены значения η^2 влияния микрорельефа для разных видов по всему участку, то же самое с исключением фона и площадок под еловым подростом, т. е. с исключением ровных мест и анализом влияния «чистого» микрорельефа. Мы видим, что на всем участке влияние микрорельефа не очень велико (сказывается численное преобладание фоновых участков), при исключении же последних роль микрорельефа резко возрастает. Интересно, что относительно более сильное воздействие микрорельеф оказывает на травяно-кустарничковые виды, особенно

ТАБЛИЦА 5

Влияние факторов микрорельефа, опада, древостоя (η^2) и доля варьирования вида в общем варьировании видов в сосняке чернично-зеленомошном

	Микрорельеф (с фоном)	Микрорельеф (без фона)	Опад	Деревья	Сами виды
N	495	60	431		
Общее проективное покрытие	**0.15**	**0.38**	**0.50**	0.33	
Травяно-кустарничковый ярус	0.04	**0.33**	**0.17**	0.13	
Моховой ярус	**0.10**	**0.21**	**0.85**	0.34	
Опад	**0.08**	**0.36**		0.42	
Vaccinium myrtillus	**0.03**	**0.37**	**0.10**	0.17	0.22
V. vitis-idaea	0.02	0.07	0.08	0.14	0.07
Linnaea borealis	0.02	0.04	0.02	0.36	0.03
Avenella flexuosa	0.02	**0.30**	0.05	0.10	0.00
Calluna vulgaris	0.02	0.08	0.01	0.09	0.00
Pleurozium schreberi	**0.03**	**0.15**	**0.16**	0.12	0.28
Dicranum polysetum	0.02	0.11	0.04	0.10	0.05
Hylocomium splendens	**0.03**	**0.15**	**0.08**	0.14	0.34

на *Vaccinium myrtillus* и на *Avenella flexuosa*, что говорит о важности этого фактора для развития растений. Для мхов в целом и по отдельности сила влияния ниже, но она достоверна (для *Pleurozium schreberi* и *Hylocomium splendens*), что подтверждает описанное ранее преимущественное развитие этих видов на определенных типах микрорельефа. Велика также доля микрорельефа в варьировании опада.

Сравнивая влияние микрорельефа с влиянием другого важного средообразующего фактора — опада, можно заметить, что к его воздействию, наоборот, более чувствительны мхи, чем травяно-кустарничковые виды (данные взяты из дисперсионного анализа с исключением из общей выборки площадок с выраженным микрорельефом для вычленения влияния только опада) (табл. 5). Таким образом, в варьировании травяно-кустарничковых видов большую роль играет микрорельеф, а в варьировании мхов — опад.

Следующим этапом работы была оценка вклада деревьев в варьирование проективного покрытия видов напочвенного покрова. Для этого мы использовали значения факториального и общего варьирования проективных покрытий видов из дисперсионного анализа влияния различных пород деревьев (сосен, березы и елей), при этом каждая порода рассматривалась как градация единого фактора — древостоя. Значение η^2 рассчитывалось так:

$$\eta^2 = \Sigma D_{\text{факт. вида}} / \Sigma D_{\text{общее вида}},$$

где $D_{\text{факт. вида}}$ (Dx) — факториальное варьирование вида по разным породам деревьев, $D_{\text{общее вида}}$ (Dy) — общее варьирование вида.

Полученные данные говорят о значительном влиянии деревьев на опад и зависимые от него мхи в целом и на *Linnaea borealis*, ранее показавшую себя зависимой от приствоповых повышений ели (табл. 5). В меньшей степени проявляется влияние деревьев отдельно на *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *Pleurozium schreberi* и *Hylocomium splendens*, здесь, очевидно, накладывается влияние других факторов (например, повышений микрорельефа, пней, связанных с древостоем, но не прямо, а косвенно).

Кроме того, мы попытались определить вклад факториального варьирования вида под влиянием дерева в общее факториальное варьирование всех видов под влиянием дерева в долях (отдельно для каждой породы дерева) (Ипатов, Кирикова, 1977):

$$X = D_{\text{факт. вида}} / \Sigma D_{\text{факт. всех видов}},$$

где $D_{\text{факт. вида}}$ — факториальное варьирование вида под влиянием дерева.

То же самое можно сосчитать для совокупности деревьев:

$$X = \Sigma D_{\text{факт. вида}} / \Sigma D_{\text{факт. всех видов}},$$

где $D_{\text{факт. вида}}$ — факториальное варьирование вида под влиянием совокупности деревьев.

Получилось, что наиболее обильные виды вносят наиболее значимый вклад в общее варьирование, что, впрочем, и следовало ожидать (табл. 5).

Помимо однофакторного дисперсионного анализа мы попробовали использовать методы многофакторного дисперсионного анализа, используя суммирование квадратов корреляционных отношений или долей варьирования и элиминируя части варьирования, вызванные совместным влиянием факторов (Журавлева, Ипатов, 2005).

Если исследуется влияние отдельных факторов среды, то «очищенное» влияние фактора 1 на вид А равно

$$\left|\eta^2_{\text{Аф}_1}\right| = \eta^2_{\text{Аф}_1}(1 - \eta^2_{\text{ф}_1\text{ф}_2})(1 - \eta^2_{\text{ф}_1\text{ф}_3}) \ldots (1 - \eta^2_{\text{ф}_1\text{ф}_\text{к}}).$$

Удобнее вместо η^2 использовать варьирование $V = \eta^2 \cdot 100$ %. Тогда варьирование вида А под влиянием фактора 1 равно

$$\left|V\right|_{\text{Аф}_1} = V_{\text{Аф}_1}(1 - \eta^2_{\text{ф}_1\text{ф}_2})(1 - \eta^2_{\text{ф}_1\text{ф}_3}) \ldots (1 - \eta^2_{\text{ф}_1\text{ф}_\text{к}}).$$

Если исследуется несколько факторов, то полученные очищенные значения η^2 по отдельным факторам суммируются и получается совокупное влияние экологических факторов на вид:

$$\left|\eta^2_{\text{Аф}}\right| = \eta^2_{\text{Аф}_1} + \eta^2_{\text{Аф}_2} + \eta^2_{\text{Аф}_3} \ldots \eta^2_{\text{Аф}_\text{к}}.$$

Продолжая подобные рассуждения, приходим к выводу о том, что и при изучении взаимовлияний видов друг на друга также необходимо вычитать доли варьирования, вызванные влияниями других видов, при этом виды рассматриваются как факторы. Так, при определении истинного влияния вида В на вид А ($|V|_{\text{AB}}$) надо элиминировать долю связи вида В со всем, что на него влияет: с видами А (η^2_{BA} — влияния А на В), С (η^2_{BC}), D (η^2_{BD}), Е (η^2_{BE}) и суммой связи с экологическими факторами ($\eta^2_{\text{BФ}}$):

$$|V|_{\text{AB}} = V_{\text{AB}}(1 - \eta^2_{\text{BA}})(1 - \eta^2_{\text{BC}})(1 - \eta^2_{\text{BD}})(1 - \eta^2_{\text{BE}})(1 - \eta^2_{\text{BФ}}).$$

Таким же образом определяем влияние остальных видов на вид А ($|V|_{\text{AC}}$, $|V|_{\text{AD}}$, $|V|_{\text{AE}}$). Суммируя эти значения, мы получим общее влияние соседних видов на

ТАБЛИЦА 6

Доля варьирования (%) в общем варьировании видов с вычетом совместного влияния видов и факторов (опада) в сосняке чернично-зеленомошном

	Vaccinium myrtillus	*Vaccinium vitis-idaea*	*Linnaea borealis*	*Avenella flexuosa*	*Calluna vulgaris*	*Pleurozium schreberi*
Vaccinium myrtillus		2.7	0.6	4.8	0.6	5.1
V. vitis-idaea	2.9		2.8	3.6	0.8	8.6
Linnaea borealis	1.8	0.7		7.1	0.6	8.8
Avenella flexuosa	4.1	1.3	4		0.2	3.9
Calluna vulgaris	2.5	0.9	1.2	3.3		8.4
Pleurozium schreberi	2.3	1.3	2.4	2.7	2.8	
Dicranum polysetum	1.4	0.7	1	3	0.6	7.8
Hylocomium splendens	1.4	1.3	2.8	2.1	0.2	9

ТАБЛИЦА 6 (*продолжение*)

	Dicranum polysetum	*Hylocomium splendens*	Суммарное влияние соседних видов	Опад	Суммарное влияние видов и опада	Влияние случайных факторов
Vaccinium myrtillus	17.7	6.6	38	10	48	52
V. vitis-idaea	8.6	9.5	37	8	45	55
Linnaea borealis	6.3	14.5	40	2	42	58
Avenella flexuosa	11.3	5.1	30	5	35	65
Calluna vulgaris	9.4	15.7	41	1	42	58
Pleurozium schreberi	3.5	11.5	27	16	43	57
Dicranum polysetum		8	23	4	27	73
Hylocomium splendens	10.9		28	8	36	64

вид А. Прибавив к этому значению суммарное влияние экологических факторов $|V|_{\text{АФ}}$, получим общее влияние факторов на вид:

$$|V|_{\text{А}} = |V|_{\text{АВ}} + |V|_{\text{АС}} + |V|_{\text{АD}} + |V|_{\text{АЕ}} + |V|_{\text{АФ}}.$$

Отняв полученное значение от 100 %, мы получим варьирование, вызванное неучтенными факторами (в том числе влияния сочетания факторов) и случайное варьирование. Последнее включает в себя варьирование как результат ошибки при определении проективного покрытия, а также большой широты классов при разбивке действующего фактора. Результаты подобных расчетов в сосняке с учетом в качестве экологического фактора только одного опада приведены в табл. 6. В качестве комментария к таблице можно отметить значительное снижение силы влияния видов друг на друга, относительно низкое влияние соседних видов на мхи, а также то, что больше половины варьирования приходится на неучтенные и случайные факторы.

Заключение

Таким образом, на обилие и распределение напочвенного покрова в исследованном сосняке определяющее влияние оказывает древесный ярус и, в частности, характер кроны дерева. Высоко посаженные сосновые и особенно разрушенные

(березовые) кроны оказывают слабое воздействие на виды напочвенного покрова. Плотные еловые кроны, образующие большое количество опада, наиболее сильно влияют на произрастающие под ними травяно-кустарничковые и моховые виды. Максимальное влияние обнаружено у большой ели. Небольшие ели оказывают слабое воздействие, преимущественно на мхи, чувствительные даже к небольшим количествам опада. На характер распределения видов напочвенного покрова большое влияние оказывает микрорельеф, создаваемый древостоем, как первичный (приствоповые повышения, причем по-разному для разных пород), так и вторичный (повышения, часто связанные с ранее существовавшими здесь деревьями, а также остатки деревьев в виде пней). Причем микрорельеф в большей степени влияет на распределение трав и кустарничков, а опад сильнее сказывается на распределении мхов. Ценотическая составляющая в формировании мозаики напочвенного покрова проявляется в том, что ряд видов достигает максимального обилия на тех или иных предпочитаемых ими формах микрорельефа, несмотря на возможные конкурентные отношения (например, *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea* и *Hylocomium splendens* — на повышениях) или же из-за них (как *Avenella flexuosa* — на пристволовом повышении ели).

Благодарности

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект 03-04-49262) и программы «Университеты России» (проект № 07.01.326).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Агафонова А. А. Структура травянистой синузии и основных характеристик и популяционного поведения доминантов травяного яруса ненарушенных лесов Северного Урала // Проблемы ботаники на рубеже XX—XI вв.: Тез. докл. II(X) съезда РБО. СПб., 1998. Т. 1. С. 212.

Арискина Н. П. Моховые синузии в напочвенном покрове хвойных фитоценозов Татарской республики // Бот. журн. 1962. Т. 47. № 5. С. 658—672.

Банникова И. А. Влияние древесной и кустарниковой растительности на развитие нижних ярусов лесных биогеоценозов. М., 1967. 103 с.

Горожанкина С. М., Константинов В. Д. Сравнительная эколого-фитоценотическая характеристика мхов в таежной зоне Западной Сибири // Экология. 2001. № 6. С. 420—426.

Дмитриева Н. С. Воздействие *Pinus sylvestris* L. на первичную продуктивность *Vaccinium vitis-idaea* L. в лесных биогеоценозах Кольского полуострова // Актуальные проблемы геоботаники: современные направления исследований в России. Петрозаводск, 2001. С. 89.

Егошина Т. Л., Колупаева К. Г., Рычкова Н. Н. и др. Ресурсы *Vaccinium vitis-idaea* (*Ericaceae*) в Кировской области // Раст. ресурсы. 2005. Т. 41. Вып. 1. С. 72—81.

Журавлева Е. Н., Ипатов В. С. Взаимоотношения видов растений в заболоченных сосновых лесах северо-запада России. 1. Влияние экологических факторов, формируемых древостоем, на виды мохового и травяно-кустарничкового ярусов // Бот. журн. 2005. Т. 90. № 5. С. 702—712.

Зворыкина К. В. Влияние травяно-кустарничкового яруса соснового леса на развитие подроста сосны // Тез. докл. Всесоюз. совещ. по изучению взаимоотношений растений в фитоценозах. Минск, 1969. С. 73—74.

Ипатов В. С., Герасименко Г. Г., Кирикова Л. А. и др. Автогенные сукцессии в сосняке лишайниково-зеленомошном. I. Фитоценотический анализ видового состава // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 9. С. 61—75.

Ипатов В. С., Кирикова Л. А. Применение дисперсионного анализа при исследовании связи растительности со средой // Бот. журн. 1977. Т. 62. № 10. С. 1441—1445.

Ипатов В. С., Кирикова Л. А. Фитоценология. СПб., 1999. 316 с.

Кирикова Л. А. Эколого-фитоценотическая характеристика некоторых видов травяно-кустарничкового яруса елового леса: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1975. 16 с.

Котов С. Ф. Количественная оценка эдификаторной роли древесных видов // Бот. журн. 1983. Т. 68. № 1. С. 39—48.

Лебедева В. Х., Тиходеева М. Ю. Взаимоотношения видов напочвенного покрова на разных стадиях развития ельника чернично-зеленомошного // Вестн. СПбГУ. 2003. Сер. 3. Вып. 1. № 3. С. 30—47.

Лебедева В. Х., Тиходеева М. Ю., Ипатов В. С. Влияние древесного полога на виды напочвенного покрова в ельнике чернично-зеленомошном // Бот. журн. 2005. Т. 90. № 3. С. 400—410.

Мазная Е. А. Эколого-популяционные исследования черники обыкновенной в сосняках средней Карелии // Брусничные в СССР. Новосибирск, 1990. С. 119—124.

Маслов А. А. О взаимодействии фитогенных полей деревьев в сосняке // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 12. С. 1646—1652.

Рогова Т. В., Орловская Л. А., Короткова Г. И. О мозаичности напочвенного покрова лесных биогеоценозов // Взаимодействие между компонентами экологических систем. Казань, 1985. С. 115—123.

Санникова Н. С. Корневая конкуренция древостоя как фактор организации лесного биогеоценоза // 5-й Всерос. популяц. семинар «Популяция, сообщество, эволюция». Казань, 2001. С. 218—220.

Санникова Н. С., Локосова Е. И. Микроэкосистемный анализ структурно-функциональных связей в лесных биогеоценозах // Генетические и экологические исследования в лесных экосистемах. Екатеринбург, 2001. С. 73—94.

Сахарова Н. М. О варьировании некоторых морфологических признаков черники и брусники в пределах фитоценоза // Ботаника: исследования Белорус. отд. ВБО. Минск, 1966. Вып. 8. С. 220—224.

Сеннов С. Н. Уход за лесом. Экологические основы. М., 1984. 128 с.

Тархова Т. Н. О влиянии почвенных факторов на развитие мхов // Экология. 1970. № 4. С. 30—40.

Тархова Т. Н., Ипатов В. С. Влияние освещенности и опада на развитие некоторых мхов // Экология. 1975. № 1. С. 58—65.

Тимошок Е. Е. Экология черники (*Vaccinium myrtillus* L.) и брусники (*Vaccinium vitis-idaea* L.) в Западной Сибири // Экология. 2000. № 1. С. 11—16.

Zvereva E. L., Kozlov M. V. Facultative effects of top-canopy plants on four dwarf shrub species in habitats severely disturbed by pollution // J. Ecol. 2004. Vol. 92. N 2. P. 288—296.

SUMMARY

The paper concerns the methods for estimation of tree layer influence on plant soil-cover species. Using original value, namely the complex index F (tension of tree layer-produced phytogenic field) we have shown that abundance and distribution of plant soil-cover species in bilberry-moss pine forests significantly depend on the tree layer influence, particularly on the tree crown characters. Highly situated pine crowns slightly affect plant soil-cover species, whereas low and dense fir crowns bring strong influence on the lower layers of the community. The original value for tree phytocenotic strength is proposed. By use of correlation, mono- and multifactor analyses, we have detected interactions between various plant soil-cover species and comparatively estimated the roles of tree layer, waste and microrelief. We have shown that distribution of plant soil-cover species is strongly affected by tree layer-produced microrelief such as near-stem uplands, stumps and their traces. The phytocenotic component in soil-cover mosaic formation displays in the fact, that some species, despite their competitive interrelations, jointly grow in preferred microrelief segments (for example, *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea* and *Hylocomium splendens* are clustered on uplands), while others avoid competition (for instance, *Avenella flexuosa* grows in the highest abundance on fir near-stem uplands free from the rest plant soil-cover species). It is shown that microrelief predominantly affects distribution of grasses and shrubs, whereas tree waste is more significant for distribution of mosses.

СООБЩЕНИЯ

УДК 581.4

© А. А. Паутов, Ю. В. Скоринова

РОЛЬ ПАПИЛЛООБРАЗОВАНИЯ В МОРФОГЕНЕЗЕ ЛИСТА *IDESIA POLYCARPA* (*FLACOURTIACEAE*)

A. A. PAUTOV, Yu. V. SKORINOVA.
THE ROLE OF PAPILLA FORMATION
IN THE LEAF MORPHOGENESIS OF *IDESIA POLYCARPA* (*FLACOURTIACEAE*)

Санкт-Петербургский государственный университет, кафедра ботаники.
198034 С.-Петербург, Университетская набережная, 7/9
E-mail: irina@IP3972.spb.edu
Поступила 04.05.2005

Рассмотрены изменчивость и корреляции размера и формы основных клеток нижней эпидермы листа *Idesia polycarpa* Maxim. Выявлена отрицательная связь между площадью папиллы и тангентальной стенки формирующей папиллу клетки. Чем больше первая, тем меньше вторая и, наоборот, чем меньше папилла, тем больше тангентальная стенка. Такое перераспределение поверхности клеток влияет на величину площади нижней эпидермы. Оно компенсирует различия между верхней и нижней эпидермой в числе и размере слагающих их клеток и участвует в поддержании плоской формы пластинки листа.
Ключевые слова: лист, эпидерма, форма основных клеток, папилла, морфогенез, корреляции, коадаптация.

Основные клетки эпидермы листьев цветковых растений разнообразны по своей форме. Различия касаются прежде всего извилистости антиклинальных и искривленности наружных клеточных стенок. На основе степени проявления этих черт создан ряд классификаций формы клеток, которые используются при описании эпидермы (Захаревич, 1954; Анели, 1970; Metcalfe, Chalk, 1979, и др.).

В литературе высказывались различные суждения относительно адаптивного значения той или иной формы клеток. Папиллам приписывается выполнение водозапасающей функции, влияние на транспирацию, улавливание света в затененных условиях и др.; изменению извилистости антиклинальных стенок — поддержание оптимального для устойчивости клеток к засухе соотношения их поверхности и объема, влияние на прочность ткани за счет разной степени контакта между клетками и др. (Haberland, 1924; Linsbauer, 1930; Iljin, 1957; Barthlott, 1990, и др.). Вместе с этим имеются указания и на то, что приспособительное значение формы клеток остается не ясным (Васильев, 1970). Одна и та же форма клеток может встречаться у видов, произрастающих в различных условиях. Она в ряде случаев связана с характером роста листа, но способна сильно варьировать и при одинаковом его росте (Мирославов, 1974).

В представленной работе оценка возможной роли формы основных клеток нижней эпидермы листа *Idesia polycarpa* Maxim. осуществлена на основе анализа корреляций описывающих ее признаков. Структурные элементы тканей листа связаны друг с другом, как известно, морфогенетическими и эргонтическими корреляциями, обеспечивающими его развитие и функционирование. Выявление таких связей

может оказаться полезным для понимания особенностей функциональной нагрузки, которую выполняют те или иные структурные элементы, в том числе форма основных клеток эпидермы.

Материал и методика

Изучены строение, изменчивость и корреляции между признаками пластинки и черешка у закончивших рост листьев, заложившихся в почке и в процессе открытого роста, взятых с укороченных и мощных удлиненных побегов *Idesia polycarpa* Maxim. Выбор листа идезии в качестве объекта исследования обусловлен тем, что основные клетки его нижней эпидермы формируют папиллы, величина которых не постоянна у разных листьев. Это позволяет оценить, с какими признаками листа и в какой мере связана степень развития папилл. Их строение и формирование были описаны ранее (Голышева, 1975; Metcalfe, Chalk, 1979; Паутов, 2002; Паутов и др., 2003).

Материал собран в Батумском ботаническом саду. Фиксация материала (70%-й спирт) и изготовление препаратов проведены по традиционным методикам (Прозина, 1960). Исследованы фрагменты пластинок, взятые из их средней части между главной жилкой и краем листа, а также поперечные срезы средней части черешков. Объем выборки составил 25 образцов. Все измерения проведены по рисункам, изготовленным с помощью рисовального аппарата РА-6. Рассмотрено 38 признаков, характеризующих морфологию листа, а также строение эпидермы, мезофилла, тканей черешка. Качественная оценка степени их проявления дана по схеме из работы Б. Р. Васильева (1988). Для определения изменчивости признаков использован коэффициент вариации, силы и характера их взаимодействий — результаты корреляционного и компонентного анализов (Кендалл, Стьюарт, 1976; Шмидт, 1984). После предварительного рассмотрения связей всех изученных признаков были отобраны наиболее информативные показатели, которые и представлены в данной работе.

Результаты исследований

Изученные листья идезии средних размеров (площадь пластинки ~ 140 см^2), сердцевидной формы. Жилкование актинодромное, несовершенное. Пластинки тонкие, их толщина немногим более 150 мкм. Мезофилл умеренной слойности (~6 слоев). Хлоренхима дорсовентрального типа. Столбчатая ткань однослойная. Лист гипостоматный. Как нижняя, так и верхняя эпидерма сложена клетками средних размеров. На 1 мм^2 их поверхности насчитывается около 2000 и 1000 клеток соответственно. Антиклинальные стенки основных клеток нижней эпидермы слабо извилистые. Коэффициент их извилистости (отношение длины периметра клетки к периметру квадрата одной с проекцией клетки площади) составляет ~1.2. Каждая клетка образует крупную головчатую папиллу. На долю папиллы приходится примерно 50 % площади поверхности наружной стенки основной клетки, равной почти 1300 мкм^2. Папилл нет на замыкающих и побочных клетках. Они также отсутствуют или не полностью сформированы над крупными жилками. На единице поверхности насчитывается среднее число устьиц (~230 на 1 мм^2). Они, как правило, парацитного типа. Реже встречаются устьица, переходные между парацитными и латероцитными, а также близкие по структуре к актиноцитным. Устьичный индекс также средний (14.5 %).

Черешок округлой формы, толстый. Площадь его поперечного сечения составляет в средней части немногим более 5 мм^2. Половина объема черешка приходится на долю сосудисто-волокнистых пучков. В нем выделяется один очень крупный центральный пучок и два мелких адаксиальных пучка.

Листья брахибластов и первых листьев ауксибластов меньше листьев из средней части удлиненных побегов. Площадь пластинки первых колеблется от 68.3 до 145 см^2, составляя в среднем 96.9 см^2, вторых — от 165.5 до 257.3 см^2, при среднем значении 206.6 см^2. Изменение площади пластинки скоррелировано с изменением количественных характеристик ее эпидермы, мезофилла, а также черешка (табл. 1). Из показателей числа, размера и формы слагающих покровные ткани листа клеток очень низкий уровень изменчивости (cv < 7 %), по классификации С. А. Мамаева (1972), свойственен для числа генераций клеток в нижней (1 %) и верхней (1.3 %) эпидерме, а также извилистости антиклинальных стенок основных клеток нижней эпидермы (6.1 %); низкий (8—12 %) — для площади поверхности наружной стенки основных клеток нижней эпидермы (9.6 %); средний (13—20 %) — для площади поверхности папиллы (15.7 %) и ее доли от общей поверхности наружной клеточной стенки (17.3 %); повышенный (21—30 %) — для площади тангентальных стенок основных клеток нижней (22.5 %) и верхней (24.1 %) эпидермы.

Компонентный анализ позволил выявить три группы признаков пластинки (F_1—F_3, табл. 2). На долю F_1 приходится 57 % от общей дисперсии. Высокую корреляцию с ним ($r > 0.5$) имеют: величина пластинки, число и площадь клеток верхней эпидермы, площадь поверхности папиллы и тангентальной стенки основных клеток нижней эпидермы, устьичный индекс и плотность размещения устьиц, соотношение числа генераций клеток в нижней и верхней эпидерме, а также толщина мезофилла и коэффициент его палисадности. Несколько более низкий уровень связи демонстрирует площадь общей поверхности наружной стенки основных клеток нижней эпидермы. Индикаторами данной группы признаков являются: относительная площадь поверхности папиллы, площадь пластинки листа, устьичный индекс. С F_2, суммарная факторная дисперсия которого составила 12.4 %, наиболее прочно связано число генераций клеток нижней эпидермы, с F_3 (10 %) — площадь поверхности наружной стенки ее основных клеток.

Результаты корреляционного и компонентного анализов свидетельствуют о том, что увеличение пластинки в первую очередь сопровождается: в верхней эпидерме — увеличением числа и размера слагающих ее клеток, в нижней — увеличением тангентальной части наружной стенки основных клеток и уменьшением папилл, ростом устьичного индекса, в мезофилле — снижением коэффициента палисадности, в черешке — увеличением объема проводящих тканей и толщины самого черешка. Напротив, уменьшение пластинки листа коррелирует в верхней эпидерме с уменьшением числа и размера слагающих ее клеток, в нижней — с сокращением площади тангентальной части наружной стенки основных клеток и увеличением папилл, падением устьичного индекса, в мезофилле — с ростом коэффициента палисадности, в черешке — с сокращением объема его тканей.

Оценка количественных различий в строении покровных тканей двух групп листьев идезии показывает, что листья из средней части ауксибластов отличаются прежде всего бóльшим размером и числом слагающих верхнюю эпидерму клеток (рис. 1, *а*). Незначительный, на первый взгляд, прирост числа происходящих в ней генераций клеток в действительности соответствует 30-процентному росту числа клеток в данной ткани. Увеличена у указанных листьев, но в существенно меньшей степени, и площадь поверхности наружной стенки основных клеток нижней эпи-

ТАБЛИЦА 1

Парные корреляции признаков строения листа *Idesia polycarpa*

	п л	*т м*	*т с*	*к п*	*г в*	*г н*	*н/в*	*у*	*у и*	*к и*	*п в*	*п п*	*п т*	*п н*	*о п*	*п ч*	*ф л*
т м	−374																
т с	−490	939															
к п	−562	652	872														
г в	898	−279	−412	−524													
г н	110	357	246	040	356												
н / в	−786	545	590	540	−697	422											
у	476	−339	−438	−498	552	232	−357										
у и	863	−466	−560	−590	805	−018	−794	787									
к и	175	−111	−084	−018	109	−073	−165	−279	004								
п в	801	−302	−377	−406	530	−058	−561	140	554	366							
п п	−699	324	376	381	−640	110	707	−478	−717	−288	−603						
п т	854	−344	−441	−507	676	−122	−747	476	832	−029	706	−565					
п н	475	−159	−233	−309	308	−059	−339	195	435	−263	373	112	757				
о п	−874	397	469	494	−705	162	808	−520	−870	−123	−760	820	−929	−470			
п ч	985	−377	−514	−609	922	128	−796	498	859	157	750	−695	826	445	−846		
ф л	953	−338	−481	−595	875	070	−795	394	787	158	731	−661	805	446	−815	972	
к с	989	−387	−504	−574	907	124	−783	520	876	123	749	−675	844	482	−853	993	958

Примечание. Здесь и в табл. 2 ноль и точка перед десятичными разрядами коэффициентов корреляции опущены. Обозначение признаков: *п л* — площадь пластинки листа; *т м*, *т с* — толщина мезофилла и столбчатой ткани; *к п* — коэффициент палисадности; *г в*, *г н* — число генераций клеток в верхней и нижней эпидерме; *н / в* — их отношение; *у* — число устьиц на 1 мм^2 нижней эпидермы; *у и* — устьичный индекс; *к и* — коэффициент извилистости антиклинальных стенок основных клеток нижней эпидермы; *п в* — площадь поверхности наружной стенки клеток верхней эпидермы; *п п*, *п т* — площадь папиллы и тангентальной стенки основных клеток нижней эпидермы; *п н* — площадь общей поверхности наружной стенки клеток нижней эпидермы (*п п* + *п т*); *о п* — относительная площадь папиллы (*п п*/*п н*); *п ч*, *ф л*, *к с* — площадь поперечного сечения черешка, его флоэмы и ксилемы.

ТАБЛИЦА 2

Факторная структура изменчивости признаков строения листа *Idesia polycarpa*

Признак	F_1	F_2	F_3	Признак	F_1	F_2	F_3
п л	944	164	120	*у и*	942	114	−104
т м	−531	475	368	*п в*	737	−071	260
к п	−672	093	236	*п п*	−762	−003	392
г в	831	414	−067	*п т*	908	−037	371
г н	−074	953	009	*п н*	490	−047	756
н / в	−863	330	076	*о п*	−945	061	−090
у	615	370	−366	FD, %	57	12.4	10

Примечание. F_1—F_3 — нагрузки признаков по первому—третьему факторам. FD, % — процент общей дисперсии, включенный в фактор. Обозначение признаков — см. табл. 1.

дермы. Несмотря на ее слабое увеличение, площадь тангентальных стенок этих клеток возрастает так же сильно, как и площадь тангентальных стенок клеток верхней эпидермы, а вот размер папилл, напротив, резко уменьшается. Отметим также, что ни число генераций клеток в верхней и нижней эпидерме, ни площадь поверхности слагающих их клеток не связаны между собой (табл. 1, рис. 1, *б*). В то же время с числом и размером клеток верхней эпидермы скоррелирована величина тангентальных стенок и папилл основных клеток нижней эпидермы.

Таким образом, признаки, характеризующие абсолютную и относительную величину папилл основных клеток нижней эпидермы, демонстрируют средний уровень изменчивости и входят в плеяду размера листа.

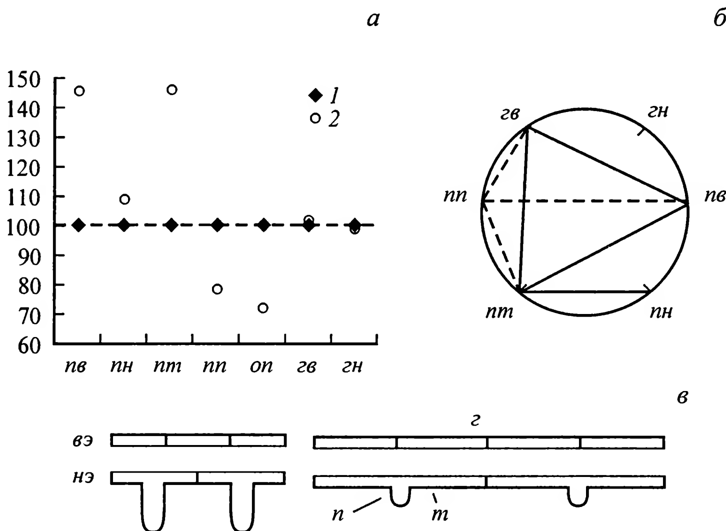


Рис. 1. Изменение числа и размера клеток в покровных тканях листьев разных метамеров годичных побегов *Idesia polycarpa*.

а — сопоставление средних значений признаков эпидермы листьев брахибластов, первых метамеров ауксибластов (*1*) и метамеров из средней части ауксибластов (*2*). По оси абсцисс — признаки, по оси ординат — их значения (%); *б* — корреляционное кольцо. Выделены связи на уровне $|r| \geq 0.5$. Сплошными линиями обозначены положительные связи, пунктирными — отрицательные; *в* — схема, иллюстрирующая роль папиллообразования в обеспечении согласованного изменения площади верхней и нижней эпидермы пластинки листа. *вэ*, *нэ* — верхняя и нижняя эпидерма, *г* — граница клеток, *п* — папилла, *т* — тангентальная стенка. Обозначения остальных признаков те же, что и в табл. 1.

Обсуждение результатов

Накопленные к настоящему времени данные показывают, что изменение размеров пластинки листа в пределах годичного побега, крон одного или нескольких деревьев скоррелировано с числом антиклинальных делений клеток в ее покровных тканях и мезофилле (Гольцова, 1981; Попов, 1988, и др.). Согласованное изменение числа клеток в разных слоях пластинки является важным условием для сохранения ее плоской формы.

В изученной выборке листьев идезии, однако, связь между числом генераций клеток в верхней и нижней эпидерме, а также между величиной слагающих их клеток отсутствует (табл. 1, рис. 1, *б*). При этом изменчивость перечисленных признаков выше в верхней эпидерме по сравнению с нижней. В то же время в плеяду размера пластинки листа наряду с числом и размером клеток верхней эпидермы входят признаки, характеризующие величину папилл и тангентальных стенок основных клеток нижней эпидермы. Два последних признака скоррелированы обратной связью: увеличение папилл сопровождается уменьшением тангентальных стенок, уменьшение папилл — их увеличением. Благодаря такой связи даже при незначительном изменении общей поверхности наружной стенки основной клетки площадь ее тангентальной части может существенно увеличиваться или уменьшаться за счет перераспределения поверхности между ней и папиллой. Эти признаки демонстрируют уже не низкий, как общая поверхность, а повышенный и средний уровень изменчивости. Существенно, что степень их проявления коррелирует с изменением числа и размера клеток верхней эпидермы (рис. 1, *б*). Чем меньше делений происходит в верхней эпидерме и чем она мелкоклеточнее, тем меньше площадь тангентальных стенок основных клеток нижней эпидермы и крупнее папиллы. Напротив, чем больше делений в верхней эпидерме и чем она крупноклеточнее, тем больше площадь тангентальных стенок и меньше папиллы. Следовательно, различия в числе и размере основных клеток верхней и нижней эпидермы компенсируются в данном случае отчасти за счет в разной мере выраженного папиллообразования (рис. 1, *в*). Реализация отмеченных морфогенетических связей приводит к тому, что коэффициент корреляции между числом клеток на единице поверхности верхней и нижней эпидермы составляет 0.91.

При рассмотрении структурного разнообразия листьев отдельных видов неоднократно было показано, что формирование у них мелкоклеточной покровной ткани сочетается с низким устьичным индексом. Увеличение же площади тангентальных стенок основных клеток эпидермы, приводящее к более разреженному расположению устьиц, сглаживается за счет увеличения доли клеток, дифференцирующихся в устьица (Гольцова, 1981; Попов, 1988, и др.). Это наблюдается и у идезии: коэффициент корреляции между площадью тангентальных стенок и устьичным индексом составляет 0.83. Следовательно, обнаруженная отрицательная связь устьичного индекса с величиной папилл может быть результатом отмеченных выше компенсаторных отношений между площадью последних и тангентальных стенок формирующих их основных клеток.

Сходные эффекты могут достигаться, вероятно, и за счет иных вариантов формы клеток, например благодаря образованию, подобно папиллам, трихом (рис. 2, *в*). Общая поверхность клетки может перераспределяться между тангентальными и антиклинальными стенками. Увеличение последних на фоне сокращения первых неизбежно приведет либо к росту высоты антиклинальных стенок (рис. 2, *а*), либо к усилению их извилистости (рис. 2, *б*).

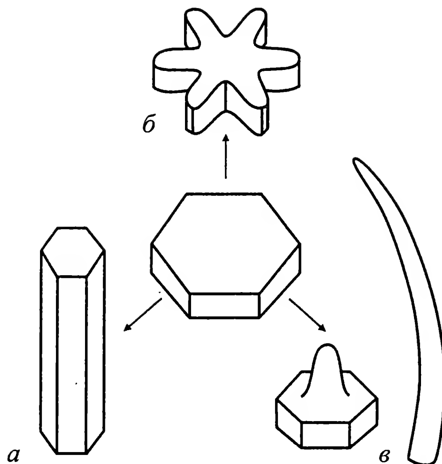


Рис. 2. Влияние формы клеток на величину их тангентальных стенок.
Пояснение в тексте.

Все эти изменения могут появляться не только непосредственно в ходе адаптациогенеза к внешним условиям, но и возникать в эволюции в качестве ответной реакции на сдвиги в самой системной организации листа (например, при переходе от гипо- к амфистоматности и наоборот, изменении устьичного индекса и др.) и быть нацелены на восстановление равновесия между его структурными элементами. Иными словами, они могут возникать в результате процессов коадаптации. Видимо, по этой причине интерпретация их прямой адаптивной нагрузки по отношению к факторам внешней среды вызывает в ряде случаев затруднение. Возможно, подобные преобразования формы нередко сами по себе нейтральны или даже не соответствуют общей стратегии адаптации к внешним условиям. В то же время они, несомненно, могут приобретать специфические функции, поддерживаться отбором и получать гипертрофированное развитие, т. е. оказываться преадаптивными к тем или иным условиям.

Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 04-04-48999).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Анели Н. А. Атлас эпидермы листа. Тбилиси, 1975. 110 с.

Васильев Б. Р. Анатомическая и экологическая характеристика листа некоторых древесных и кустарниковых растений западно-африканской сухой саванны: Дис. ... канд. биол. наук. Л., 1970. 203 с.

Васильев Б. Р. Строение листа древесных растений различных климатических зон. Л., 1988. 208 с.

Гольцова Н. И. Формирование побега древесных двудольных (на примере *Liriodendron tulipifera* L.): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1981. 18 с.

Голышева М. Д. Анатомическое строение листьев *Idesia polycarpa* Maxim. и других флакуртиевых в связи с вопросом о родственных взаимоотношениях семейств *Salicaceae* и *Flacourtiaceae* // Бот. журн. 1975. Т. 60. № 6. С. 787—799.

Захаревич С. Ф. К методике описания эпидермиса листа // Вестн. ЛГУ. 1954. № 4. С. 65—75.

Кендалл М. Дж., Стьюарт А. Многомерный статистический анализ и временны́е ряды. М., 1976. 736 с.

Мамаев С. А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений. М., 1972. 284 с.
Мирославов Е. А. Структура и функция эпидермиса листа покрытосеменных растений. Л., 1974. 210 с.
Паутов А. А. Структура листа в эволюции тополей. СПб., 2002. 163 с.
Паутов А. А., Яковлева О. В., Гордиенко Ю. В. О сходстве строения эпидермы листа представителей семейств *Flacourtiaceae* и *Salicaceae* // Бот. журн. 2003. Т. 88. № 2. С. 84—87.
Попов С. И. Морфолого-биологическая характеристика скороплодной и обыкновенной форм ореха грецкого (*Juglans regia* L., *Juglandaceae*): Дис. ... канд. биол. наук. Л., 1988. 190 с.
Прозина М. Н. Ботаническая микротехника. М., 1960. 206 с.
Шмидт В. М. Математические методы в ботанике. Л., 1984. 288 с.
Barthlott W. Scanning electron microscopy of the epidermal surface in plants // Scanning electron microscopy in taxonomy and functional morphology // Sys. Ass. special vol. 1990. N 41. P. 69—94.
Iljin W. S. Drought resistance in plant and physiological processes // Ann. Rev. Plant Physiol. 1957. Vol. 8. P. 257—274.
Haberland G. Physiologische Pflanzenanatomie. Leipzig, 1924. 671 S.
Linsbauer K. Handbuch der Pflanzenanatomie. Abt. 1. Teil 2. Histologie. Die Epidermis. Berlin. 1930. Bd 4. 284 S.
Metcalfe C. R., Chalk L. Anatomy of the dicotyledons. Oxford, 1979. Vol. 1. 276 p.

SUMMARY

The variability and correlation of the size and form of basic epidermal cells of the lower epidermis of *Idesia polycarpa* Maxim. were studied. A compensatory relationship between the size of a papilla and the tangential wall of a cell forming the papilla was revealed: the larger the former the smaller the latter, and the opposite, the smaller the papilla the larger the tangential wall. Such changes in the cell surface determine the area of the lower epidermis. They compensate for the difference between the upper and the lower epidermis in size and number of their cells, and they also maintain the flat shape of a leaf blade.

УДК 581.444 : 582.542.1 Бот. журн., 2006 г., т. 91, № 2

© Е. И. Курченко

СИНФЛОРЕСЦЕНЦИЯ *COLEANTHUS SUBTILIS* (*POACEAE*)

E. I. KURCHENKO. THE SYNFLORESCENCE OF *COLEANTHUS SUBTILIS* (*POACEAE*)

Московский педагогический государственный университет,
биолого-химический ф-т
129278 Москва, ул. Кибальчича, 6, корп. 5
E-mail: kurchenko@inbox.ru
Поступила 13.07.2005

Дается описание соцветия *Coleanthus subtilis* с типологической точки зрения. Выделено 4 зоны побега: зона возобновления имеет предлист и 1-й лист; зона торможения включает 2-й и 3-й листья; паракладиальная зона содержит 3—5 пучков паракладиев, главная ось синфлоресценции коленчато-извилистая; главное соцветие и кофлоресценции слабо обособлены. Обнаружена некоторая гетеробатмия, которая выражается в продвинутых в эволюционном отношении признаках соцветия, включая колоски (монотелия, развитие пучков неветвящихся веточек, редукция одной из трех тычинок), и в древнем признаке злаков — диплоидном числе хромосом, равном 14.
Ключевые слова: соцветия, монотелия, *Coleanthus*, *Poaceae*.

Целью настоящего сообщения является типологический анализ соцветия *Coleanthus subtilis* (Tratt.) Seidal — влагалищецветника маленького. Это растение привлекало внимание многих ботаников (Кернер, 1903; Селиванова, 1929; Hejný, 1969; Siegfried, 1969, и др.). Интерес к нему вызван крайне мелкими размерами, своеобразием соцветий, которые состоят из зонтикообразных пучков с простыми

неветвящимися веточками, несущими мелкие одноцветковые колоски без колосковых чешуй, спорадическим распространением и неопределенностью систематического положения (рис. 1).

Это однолетнее растение 3—5 см выс., образующее небольшие дерновинки с лежачими или восходящими побегами и общим соцветием метелкой. В одной дерновинке развивается 3—10 (до 20) побегов. Корни ветвятся слабо. Вид обладает способностью исчезать и вновь появляться на новых местах, часто территориально значительно удаленных. Растение обитает на береговых отмелях рек и озер и относится к так называемым «поздним эфемерам». Оно быстро развивается после выхода отмелей из-под воды. По данным S. Hejný (1969), продолжительность жизни растения составляет 6—7 недель и в течение вегетационного периода в Западной Европе может давать 2 генерации. Растение очень чувствительно к влажности субстрата, оптимальной влажностью является 65 %. Плодоношение происходит при температуре 20 °С. В годы, когда отмели остаются залитыми водой, растение не развивается и вид может исчезнуть совсем. Так, все попытки найти его на отмелях Волхова, где он в 1920-х годах встречался в изобилии, успеха не имели (Цвелёв, 1976), и лишь в 1999 году 1 экз. его был найден Э. Л. Юровой в Новгороде. Согласно А. Кернеру (1903), растение распространяется птицами и появляется в местах, где они во время своих перелетов останавливаются на водопой. Этим автор объясняет его нахождение на берегах прудов Богемии и в западной Франции.

Вид распространен во внетропических странах северного полушария и характеризуется полидизъюнктивным ареалом. На территории России это растение находили в верхнем течении Волхова, среднем течении Оби и по Амуру, а в самое последнее время он найден в дельте Волги. Кроме того, вид встречается в южной части Скандинавии, Атлантической и Центральной Европе и Северной Америке. Наибольшее число местонахождений (140) найдено в Чехословакии (Hejný, 1969).

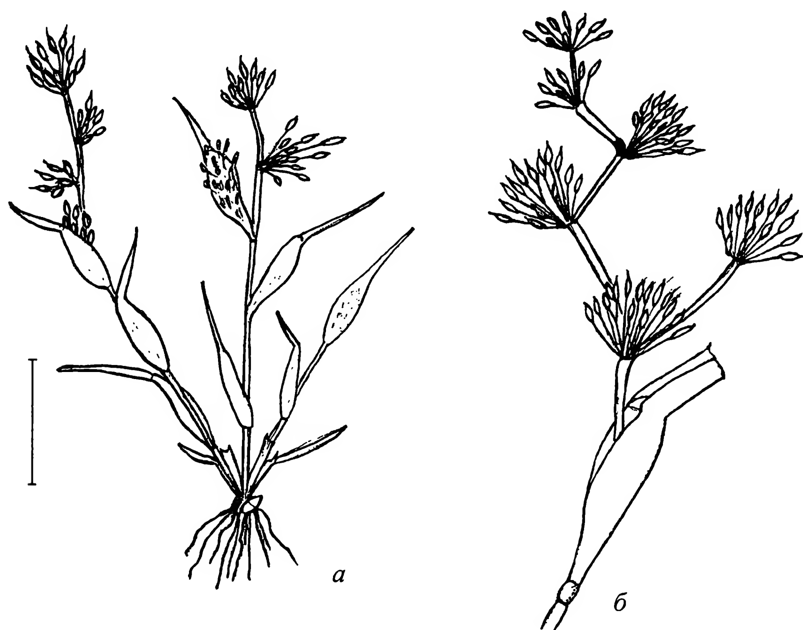


Рис. 1. *Coleanthus subtilis.*

а — общий вид растения, *б* — соцветие. Масштабная линейка — 1 см.

W. Siegfried (1969) отмечает наибольшую насыщенность численности популяций вида во Франции, Чехословакии, центральной Германии, Австрии и России. Сведения об особенностях распространения растения в России содержатся в работе Е. А. Селивановой (1929). Хромосомы крупные, 2n = 14 (Цвёлев, 1976).

Впервые *C. subtilis* найден на территории Чехословакии и описан в 1816 г. L. Trattinick под названием *Schmidtia subtilis* Tratt. Годом позже он был выделен в отдельный род *Coleanthus* Seidal. Вид является единственным представителем этого рода и монотипной подтрибы *Coleanthinae* Rouy. Относительно систематического положения этого рода в семействе злаков существует большое разногласие. В классификации злаков Н. Н. Цвелёва (1976) подтриба *Coleanthinae* занимает последнее место в составе подтриб трибы мятликовых (*Poeae* R. Br.).

Объектом нашего исследования послужили образцы *C. subtilis*, собранные Е. А. Селивановой в Новгородской обл., «на правом берегу р. Волхова верстою ниже Соснинской пристани. Берег глинистый. Часто *Juncus buf.*, *Gnaph. ulig. Limosella aquat.*, *Peplis port.*, *Nast. palus*, *Polyg. avic.* et cet. 2 10 1925» (LE).

Типологический подход к пониманию соцветий, введенный в морфологию растений работами W. Troll (1964) и его последователями, рассматривает цветоносные зоны побеговых систем как структурные единства побега, называемые объединенными соцветиями, или синфлоресценциями. Такой подход открывает новые перспективы их анализа. Боковые оси синфлоресценций Troll называет паракладиями. Анализ синфлоресценции включает изучение строения и особенностей развития всего побега. Согласно Troll (1964) и F. Weberling (1965), у побега выделяется 4 зоны: зона возобновления, зона торможения, паракладиальная зона и главное соцветие.

Зона возобновления побега образована нижними узлами, чьи пазушные почки дают начало новым побегам. У *C. subtilis* эта зона имеет 1.5—3 мм дл. и включает предлист 3—5 мм дл. и первый нижний лист (рис. 2, *а*).

Зона торможения представляет ортотропную часть побега с листьями, пазушные почки которых развиты слабо и обычно не трогаются в рост или не заклады-

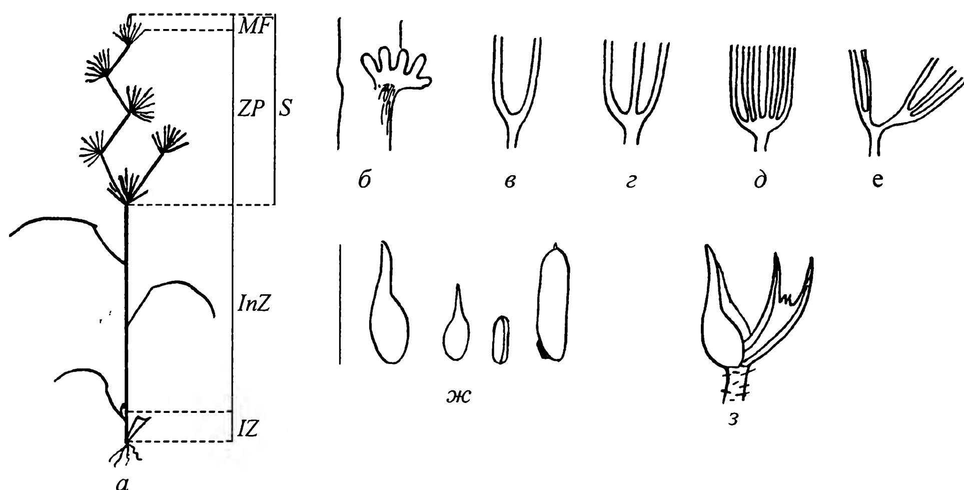


Рис. 2. Схема строения побега *Coleanthus subtilis* (*а*) и отдельные элементы соцветия (*б—з*).

IZ — зона возобновления; *InZ* — зона торможения; *ZP* — паракладиальная зона; *MF* — главное соцветие; *S* — синфлоресценция; *б—е* — основания веточек соцветия; *ж* — элементы колоска: нижняя цветковая чешуя, верхняя цветковая чешуя, пыльник, зерновка; *з* — нижняя и верхняя цветковые чешуи. Масштабная линейка — 1 см.

ваются совсем. У *C. subtilis* эта зона включает 2-й и 3-й листья, пазушные почки которых в рост не трогаются. Длина междоузлий в среднем 5—7 мм (до 1 см). Листовые пластинки 1-го и 2-го листьев 1—1.5 см дл., 3-го — до 3 см дл. Они ланцетно-линейные или линейные, серповидно изогнутые, вдоль сложенные или плоские, 1—4 мм шир., с обеих сторон голые и гладкие, мезоморфного типа и на поперечном разрезе тонкие, плоские, без выраженных ребер и пучков склеренхимы, насчитывают 8—10 сосудисто-проводящих пучков. Влагалища 1—2 см дл., на 1/2—2/3 длины от основания замкнутые, голые и гладкие. У 2-го листа влагалища слегка расширены. Язычки перепончатые 1—3 мм дл., вначале сросшиеся на верхушке в виде колпачка, позже разрываются, голые и гладкие. Выше 3-го листа следует синфлоресценция, включающая паракладиальную зону и главное соцветие.

Паракладиальная зона соответствует зоне обогащения синфлоресценции и характеризуется наличием цветоносных боковых веточек, или паракладиев. Синфлоресценция *C. subtilis* представлена главной осью 1.5—3 см дл. и серией паракладиев. Главная ось коленчато-извилистая. 3-й лист, окружающий нижнюю часть паракладиальной зоны, имеет воронкообразно расширенное влагалище (5—10 мм дл., 5—7 мм шир.). В процессе развития синфлоресценции междоузлие удлиняется и выносит пучок веточек выше влагалища кроющего листа. Над первым пучком веточек формируется второй пучок, над ним, на третьем узле, — следующий. Всего на главной оси синфлоресценции насчитывается до 5 узлов. В нижних узлах до 30—40 паракладиев, в средних узлах около 20, а в верхних до 10. Они формируются базипетально: если верхний 5-й пучок уже сформирован, то нижний (1-й) еще находится во влагалище кроющего листа. Длина междоузлий и веточек в пучках уменьшается акропетально (по направлению к верхушке). Иногда в узлах синфлоресценции наблюдается образование 1—2 длинных боковых веточек, несущих 1—2 пучка веточек, или пучки развиваются только на верхушке. Пучки паракладиев расположены двурядно (дистиха) на оси синфлоресценции. Веточки, как правило, не ветвятся, хотя иногда в пучке встречаются 1—2 вильчато ветвящиеся веточки.

В отличие от бамбуков, у которых в пучках веточек, сидящих на одном узле соцветия, возможно выделить боковые ветви I—IV порядков (Arber, 1934; McClure, 1966; Серебрякова, 1971), у *C. subtilis* весь пучок боковых веточек тесно скучен и в процессе органогенеза, по-видимому, возникает в результате образования нескольких точек роста. На одном из узлов нами был обнаружен начальный этап пальчатого ветвления и образования 5 равноценных веточек (рис. 2, *б*).

При внимательном рассмотрении веточек можно заметить, что они у основания образуют разветвленные системы осей подобно веточкам *Agrostis* (Курченко, Седых, 1996). В одних случаях это ложнодихотомические системы, имеющие заметную часть (0.7—1 мм) оси II порядка (рис. 2, *в*) или не имеющие ее. В других случаях равновеликих веточек бывает 3—8 и более (рис. 2, *г*, *д*). Разнообразие структур, возникающих в узлах, сводится к следующим вариантам: 1 веточка, 2 или пучок из 3—8 или более веточек; веточки сидячие или на заметных ножках (осях II порядка); веточки на ложнодихотомических осях (рис. 2, *е*).

Часто пучки веточек образуются ниже узла, что говорит о существовании здесь меристоматической ткани. Факт нахождения меристоматической ткани ниже узлов и образования там пучков можно объяснить длительным процессом роста междоузлий у некоторых злаков. Как отмечает Т. И. Серебрякова (1971, рис. 41), такой рост свойственен водным растениям (например, *Catabrosa aquatica*, *Puccinellia phryganodes*), в результате чего пазушная почка оказывается под вышележащим узлом.

Главное соцветие у злаков представлено верхушечным колоском на главной оси синфлоресценции. У *C. subtilis* в связи с веточками равной длины возникают трудности с выделением главного соцветия, как и с выделением кофлоресценций. Тем не менее все-таки возможно найти в центральной части пучка веточку, которая превышает длину остальных и, по-видимому, является главным соцветием на главной оси синфлоресценции и кофлоресценцией в остальных пучках. Верхушечный колосок главной оси соцветия и верхушечные колоски паракладиев имеют то же строение, что и остальные колоски соцветия.

Колоски 0.8—1.3 мм дл., одноцветковые (рис. 2, *ж*). Ножки колосков 0.6—1.5 мм дл., покрытые короткими жесткими щетинками. Ось колоска со слабо развитым сочленением над колосковой чешуей, выше основания цветка, не продолжающаяся. Колосковые чешуи отсутствуют. Нижняя цветковая чешуя 0.7—1.3 мм дл., перепончатая, широколанцетная, выше середины длины сужающаяся и на верхушке оттянутая в остроконечие, с 1—3 жилками, слабо килеватая, по средней жилке покрытая короткими жесткими щетинками. Каллус короткий, голый. Верхняя цветковая чешуя 0.4—0.7 мм дл., сильно варьирующая по величине и форме, с 2 жилками, на верхушке оттянутая в остроконечие, как и нижняя цветковая чешуя. Иногда нижняя цветковая чешуя имеет два остроконечия с одной жилкой в каждом (рис. 2, *з*), напоминая листовой орган, который, согласно Н. Н. Цвелёву (1974), можно принять за двукилевый предлист цветочного побега, располагающегося в его пазухе. Лодикулы отсутствуют. Тычинок обычно 2. Е. А. Селиванова отмечала, что иногда встречаются колоски с 1 и 3 тычинками. Пыльники 0.3—0.4 мм дл. Зерновки 0.9—1.2 мм дл., легко выпадающие из цветковых чешуй.

С точки зрения Troll (1964) и Weberling (1965), синфлоресценции злаков следует относить к полителическому типу. Хотя верхушечная часть главного соцветия у некоторых родов злаков заканчивается одноцветковым колоском, одноцветковые колоски признаются за результат редукции первично многоцветковых колосков (Цвелёв, 1974). На схеме предполагаемой эволюции соцветий злаков Н. Н. Цвелёва одноцветковый колосок *Coleanthus*, который не имеет продолжения оси колоска, колосковых чешуй и лодикул, заканчивает эволюционный ряд, берущий начало от близкого к первичному для злаков соцветию *Melocanna bambusoides*. Первичному многоцветковому колоску современных злаков, например у *Sasa*, предшествовало гипотетическое «колоскообразное» соцветие. От колосков родов, близких к *Sasa*, Цвелёв выводит все остальные колоски современных злаков: многоцветковый колосок с 2 лодикулами, например у *Festuca*, затем одноцветковый колосок с 2 лодикулами и продолжением оси колоска над единственным цветком у *Calamagrostis*, далее одноцветковый колосок с 2 лодикулами без продолжения оси колоска над единственным цветком — *Agrostis* и, наконец, одноцветковый колосок только с цветковыми чешуями у *Coleanthus*.

С нашей точки зрения, синфлоресценцию *Coleanthus* следует отнести к монотелическому типу, подобно синфлоресценции *Agrostis* (Курченко, 1998), так как главная ось соцветия в отличие от других злаков (например, *Calamagrostis*) не продолжается в виде стерженька над основанием цветковой чешуи, а заканчивается в завязи. Как следует из представленного материала, тип синфлоресценции может служить еще одним признаком прогрессии соцветий злаков — от полителичности к монотеличности: от древних многоцветковых бамбукоидных с полителическим соцветием через многоцветковые мятликовые (*Festuca*) к одноцветковым овсовым с полителическим соцветием (*Calamagrostis*) и далее к одноцветковым овсовым с монотелическим соцветием (*Agrostis*). И завершает этот предполагаемый эволюционный ряд род *Coleanthus* с монотелическим соцветием.

Монотелия, а также отсутствие выраженного ветвления паракладиев и скученность их в виде пучков, редукция колосковых чешуй и утрата одной тычинки из трех, присущих большинству злаков, дополняют перечень признаков прогрессивного направления эволюции соцветия *C. subtilis*. В то же время диплоидное число хромосом 2n = 14, характерное для первичных злаков (Цвелёв, 1987), указывает на значительную древность этого рода.

Итак, соцветия, включая колоски *C. subtilis*, характеризуются продвинутыми в эволюционном отношении признаками по сравнению с исходными предками, и эти признаки сочетаются со значительной древностью диплоидного числа хромосом, в чем проявляется принцип гетеробатмии.

Благодарности

Выражаю благодарность Н. Н. Цвелёву за рекомендацию изучить соцветие этого интересного растения и ценные замечания.

Работа выполнена при поддержке гранта президента РФ «Поддержка ведущих научных школ» (НШ-2125.2003.4).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Кернер А. Жизнь растений. СПб., 1903. Т. 2. С. 651—838.

Курченко Е. И., Седых И. Б. Морфология соцветий полевиц (род *Agrostis* L.) и ее связь с систематикой рода // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1996. Т. 101. Вып. 3. С. 54—67.

Курченко Е. И. Синфлоресценция *Agrostis tenuis* (*Poaceae*) и морфологическая природа частей цветка и зародыша злаков // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 10. С. 18—27.

Селиванова Е. А. О *Coleanthus subtilis* (Tratt.) Seidal. // АН СССР. Л., 1929. С. 447—451.

Серебрякова Т. И. Морфогенез побегов и эволюция жизненных форм злаков. М., 1971. 359 с.

Цвелёв Н. Н. Злаки СССР. Л., 1976. 788 с.

Цвелёв Н. Н. Система злаков (*Poaceae*) и их эволюция // Комаровские чтения. Л., 1987. Вып. 37. С. 62—69.

Цвелёв Н. Н., Петрова Л. Р. Об эволюции соцветия злаков (*Poaceae*), природе и функциях лодикул // Бот. журн. 1974. Т. 59. № 12. С. 1713—1720.

Arber A. The *Gramineae*: a study of cereal, bamboo and grass. Cambridge, 1934. 480 p.

Hejný S. Coleanthus subtilis (Tratt.) Seidal in der Tschechoslowakei // Folia geobotanica et Phyto-taxonomica. 1969. Vol. 4. N 3. P. 345—399.

McClure F. A. The bamboos: a fresh perspective. Cambridge, 1966. 347 p.

Siegfried W. Beitrag zum Vorkommen von *Coleanthus subtilis* (Tratt.) Seidal (Feines Scheidenblutgras) in Europa // Folia Geobot. Phytotax. 1969. Vol. 4. N 3. P. 401—434.

Trattinick L. Flora der Osterreichischen Kaiserthumes. 1816. T. 1. P. 12.

Troll W. Die Infloreszenzen. Jena, 1964. Bd 2. 615 S.

Weberling F. Typology of inflorescences // J. Linn. Soc. Bot. 1965. Vol. 59. N 378. P. 215—221.

SUMMARY

The florescences of *Coleanthus subtilis* are studied in typological terms. Four zones are distinguished on the *C. subtilis* plant: the innovation zone, the inhibition zone, the paracladial zone of synflorescence and the main florescence. The florescence is monothelic. The evidence of heterobathmy is revealed. It manifests itself in progressive features of the florescence, including spikelets: absence of paracladial branching, reduction of spikelet scales, reduction of one stamen, monothely; and in ancient features, such as diploid chromosome number 2n = 14, which is characteristic of ancient grasses.

УДК 581.3 Бот. журн., 2006 г., т. 91, № 2

© Л. Ф. Яндовка,[1] И. И. Шамров[2]

ФЕРТИЛЬНОСТЬ ПЫЛЬЦЫ *CERASUS VULGARIS* И *CERASUS TOMENTOSA* (*ROSACEAE*)

L. F. YANDOVKA, I. I. SHAMROV. POLLEN FERTILITY IN *CERASUS VULGARIS* AND *CERASUS TOMENTOSA* (*ROSACEAE*)

[1] Тамбовский государственный университет им. Г. Р. Державина
[2] Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
E-mail: shamrov@is8305.spb.edu
Поступила 26.05.2005

Изучена фертильность пыльцы у *Cerasus vulgaris* и *C. tomentosa*, для которых характерен высокий процент морфологически сформированных пыльцевых зерен. Этот показатель у генетически устоявшихся сортов выше, чем у новых — гибридных. На жизнеспособность пыльцы влияют различные внешние факторы: водный (дефицит влаги в почве снижает фертильность пыльцы) и температурный (особенно во время весенних месяцев, когда происходит развитие пыльцевого зерна) режимы произрастания растений, УФ-облучение (изменяется морфология и увеличивается процент аномальных пыльцевых зерен), местоположение цветка в кроне (морфологически нормальная и жизнеспособная пыльца формируется преимущественно в цветках верхнего и среднего ярусов).
Ключевые слова: фертильность пыльцы, водный и температурный стрессы, УФ-облучение, местоположение цветка в кроне, *Cerasus vulgaris*, *C. tomentosa*.

Познание пластичности систем репродукции является необходимым с позиции выявления резервов биологических систем. Изучение фертильности пыльцы представляет особый интерес в исследованиях раннего онтогенеза растений. По качеству пыльцевых зерен как одному из признаков можно производить отбор урожайных форм растений.

Изучение генеративных органов растений надежнее проводить с учетом условий, влияющих на процессы их развития. Особое значение имеет анализ меняющихся в процессе онтогенеза взаимоотношений растения и среды. Выяснение причин низкой жизнеспособности пыльцевых зерен поможет в решении многих вопросов практической селекции, и в первую очередь — отдаленной гибридизации, когда получение гибридов между систематически далекими видами бывает весьма затруднительным. Исследования в этом направлении, особенно у плодовых растений, крайне малочисленны.

Для обозначения периодов растений, наиболее чувствительных к неблагоприятным условиям окружающей среды (температура, влажность), был введен термин «критические периоды» (Броунов, 1897). Чтобы охарактеризовать особенности генезиса пыльника, было предложено выделить в его развитии 3 периода: премейотический, мейотический и постмейотический (Камелина, 1981). Эта периодизация была использована при разработке общих положений теории критических периодов в онтогенезе, которая включает ряд ключевых факторов: критическую массу клеток, морфогенетические поля, морфофизиологические корреляции и др. Развитие пыльников и семязачатков характеризуется наличием 3 критических периодов (премейотический, мейотический и постмейотический) и 7 критических стадий (дифференциация археспория, деление археспориальных клеток на спорогенные и париетальные, детерминация способа формирования стенки спорангия, мейоз и образование тетрад мега- и микроспор, деление мега- и микроспор, гаметогенез) (Batygina, Vasilyeva, 2003). Ранее нами было показано, что во время микроспорогенеза, одного из критических периодов в развитии пыльника, растения *Cerasus vulgaris* и *C. tomentosa* чувствительны к фактору водообеспечения в почве (особенно

в случае водного дефицита), при этом увеличивается частота нарушений в процессе мейоза (Яндовка, 2004а, б). Настоящая работа продолжает серию исследований и посвящена изучению влияния ряда факторов на формирование пыльцевого зерна — постмейотического критического периода в развитии пыльника растений этих видов рода *Cerasus*.

Согласно литературным данным, в случае нарушения процессов нормального развития пыльца косточковых выглядит морфологически неоднородной, разнокачественной (Назарова, Симонова, 1986), при этом как мелкая недоразвитая, так и крупная многоядерная пыльца может быть бесплодной и дегенерировать на ранних стадиях развития (Туровцева, 2001). По мнению ряда авторов (Волошина, 1970; Туровцева, 1998; Загорулько, 2001), нарушения в мейозе у гибридов приводят к образованию стерильной или слабо фертильной пыльцы, жизнеспособность которой не превышает 5 %. У вишни отмечены случаи цитоплазматической стерильности пыльцы. Известно, что у других растений этот феномен характеризуется нормальным, без нарушений, протеканием мейоза. Аномалии в развитии обычно появляются в постмейотический период — на стадии тетрад или вскоре после их распада на отдельные микроспоры (Орел, 1968; Симоненко, 1982). У некоторых гибридов косточковых растений (Туровцева, 1998) при сравнительно стабильно проходящем мейозе и высоком мейотическом индексе (до 98 %) жизнеспособность пыльцы составляет всего 10—20 %. При этом степень аномальности пыльцы незначительна. Данные о фертильности пыльцы косточковых растений приведены во многих работах (Харитонова, 1977; Березенко, 1982; Рассветаева, 1982; Жидкова, 1985; Дутова и др., 1998; Монаенкова, 2001).

Характер влияния различных факторов на биологические особенности пыльцы косточковых растений изучен недостаточно. Представленный материал в основном носит фрагментарный характер. Считают (Жуков и др., 1972), что на фертильность пыльцы влияет физиологическое состояние растений. Н. М. Туровцева и Г. А. Курсаков (1995) отмечают довольно высокий размах варьирования жизнеспособности пыльцевых зерен по годам в зависимости от метеоусловий. Э. Г. Рассветаева (1982) выделяет влияние двух факторов (условия года и генотип) на фертильность пыльцы. А. А. Волошина (1970) считает, что на жизнеспособность пыльцы плодовых растений существенное влияние оказывает агротехника выращивания и погодные условия. Установлено неблагоприятное влияние температурного стресса на процесс формирования пыльцевых зерен (Волошина, 1970; Назарова и др., 1995). По мнению Т. В. Грибановской (2000), температура воздуха ниже 10 °С во время цветения задерживает прорастание пыльцы и рост пыльцевых трубок, а при длительном воздействии может стать причиной плохого опыления и потери урожая.

Несмотря на имеющиеся в литературе сведения о процессах формирования мужского гаметофита, многие вопросы, касающиеся фертильности пыльцы, а также факторов, влияющих на этот показатель, изучены недостаточно. Это и послужило основанием для проведенных исследований.

Материал и методика

В качестве объектов были взяты растения вишни войлочной (*Cerasus tomentosa*), а также вишни обыкновенной (*Cerasus vulgaris*): широко известный в Центрально-Черноземной зоне России сорт Владимирская (2n), а также новые сорта — вишне-черешневый гибрид Фея (2n) и вишне-черемуховый гибрид Харитонов-

ская (2n) селекции Всероссийского НИИ генетики и селекции плодовых растений (ВНИИГиСПР) им. Мичурина (г. Мичуринск, Тамбовская обл.).

Для исследования использовали только свежую пыльцу (срок хранения не более 10 дней), собранную в начале цветения (I декада мая). Фертильность пыльцы оценивали с помощью 3 методов.

1) Ацетокарминовый метод, базирующийся на способности пыльцевых зерен по-разному адсорбировать химические вещества (ацетокармин), а следовательно и по-разному окрашиваться (Романова и др., 1988).

2) Метод in *vitro* — проращивание пыльцы на искусственных питательных средах. Для определения жизнеспособности пыльца проращивалась в среде, состоящей из 0.1%-го агар-агара, 15%-й сахарозы и 0.0001%-й борной кислоты. Спермиогенез изучался по методике, разработанной лабораторией цитогенетики ВНИИГиСПР им. Мичурина (Романова и др., 1988).

3) Метод *in vivo* для определения успеха опыления. На 5 побегах (длиной 2 м) каждого дерева подсчитывали количество бутонов и цветков. Затем регистрировали процент завязавшихся плодов.

Для изучения влияния водного стресса на растения было создано 3 варианта водообеспечения: 1) контроль — влажность почвы 70—75 % от полной полевой влагоемкости (ППВ) — фон естественного увлажнения при поддержании заданного уровня влажности с помощью полива; 2) почвенная засуха — 30—45 % ППВ; 3) полив — более 85—90 % ППВ — естественные условия увлажнения при поддержании заданного уровня влажности с помощью ежедневного полива.

По характеру воздействия УФ-облучения пыльца исследуемых растений была разделена на несколько вариантов: I — контроль (без УФ-облучения), II — 5-минутная УФ-экспозиция, III — 20-, IV — 30-, V — 60-минутная. УФ-обработка пыльцы осуществлена ртутно-кварцевым облучателем ПРК-4 на расстоянии 85 см от объекта. Пробы пыльцы, приготовленные для облучения, размещались тонким слоем на листе белой бумаги. После облучения пыльца пересыпалась в стеклянные бюксы.

Результаты исследования и обсуждение

Развитие пыльника. У *Cerasus vulgaris* и *C. tomentosa* тычинки, появляющиеся на цветоложе в виде обособленных бугорков, состоят из тычиночной нити и пыльников. Пыльники 4-гнездные. На ранних стадиях развития в каждом гнезде образуются тяжи археспориальной ткани. В результате периклинальных делений археспориальных клеток образуются два слоя: париетальный (наружу) и спорогенный (внутрь). Клетки париетального слоя также делятся периклинально, при этом наружный слой дифференцируется в эндотеций, а клетки внутреннего слоя снова делятся с образованием среднего слоя и тапетума. Таким образом, формирование стенки гнезда пыльника происходит по центростремительному типу (Терехин и др., 1993).

Клетки спорогенного слоя становятся материнскими клетками микроспор. Микроспороциты в результате мейоза формируют тетрады микроспор по симультанному типу. Тетрады микроспор тетраэдральные. Далее происходит развитие мужского гаметофита — пыльцевого зерна. Тип развития пыльцевых зерен нормальный (Алимова, 1994), т. е. микроспоры сразу после образования сильно увеличиваются в объеме. Затем их ядра делятся. Образуются 2 клетки: вегетативная и генеративная. Деление, происходящее в генеративной клетке, приводит к формированию

2 спермиев. Таким образом, зрелая пыльца у растений *Cerasus vulgaris* и *C. tomentosa* 3-клеточная.

Морфология и фертильность пыльцы. У изученных растений в условиях контроля наблюдаются различия в форме пыльцевых зерен. У вишни войлочной и всех сортов вишни обыкновенной пыльца, как правило, округлая. Наряду с этим встречаются пыльцевые зерна неправильной формы: с выемками по краям, удлиненные, угловатые и т. п. Следует отметить, что морфологическое разнообразие пыльцы в основном было обнаружено у гибридов.

Наблюдается широкий диапазон изменчивости пыльцевых зерен по размеру, причем даже в пределах одного пыльника (мелкие — менее 30 мкм, крупные — более 55 мкм и пыльцевые зерна средних размеров — 31—55 мкм). У вишни войлочной и сортов вишни обыкновенной (Владимирская, Харитоновская) в основном образуется пыльца средних размеров. У сорта Фея большинство пыльцевых зерен крупные. Из мелкой и крупной пыльцы, как правило, в процессе роста образуются чаще всего короткие (менее 5—8 диаметров пыльцевого зерна), неправильной формы пыльцевые трубки или такие пыльцевые зерна вообще не прорастают.

Оценка фертильности пыльцы разными методами свидетельствует о том, что полученные результаты сильно различаются. Окрашивание пыльцевых зерен с помощью ацетокармина (первичный тест определения жизнеспособности пыльцы) выявил у всех изучаемых форм достаточно высокий процент морфологически сформированных пыльцевых зерен во время всего периода исследования. Выявлены некоторые различия, обусловленные как спецификой метеоусловий года (возможные причины этого будут рассмотрены ниже), так и разным происхождением изученных видов. Растения вишни войлочной и генетически сбалансированного («старого») сорта Владимирская обыкновенной вишни со сравнительно стабильно проходящим мейозом (Яндовка, 2004а) по сравнению с гибридами вишни обыкновенной имеют наибольшее количество хорошо окрашивающейся пыльцы (табл. 1).

ТАБЛИЦА 1

Фертильность пыльцы *Cerasus vulgaris* и *C. tomentosa* в разные годы исследования в условиях контроля (ацетокарминовый метод)

Объект исследования	Год	Всего пыльцевых зерен, шт.	Окрашенные пыльцевые зерна, шт.	% окрашенных пыльцевых зерен ± m
Cerasus vulgaris				
Сорта				
Харитоновская	1997	577	398	68.97 ± 1.9
	1998	531	323	60.82 ± 2.1
	1999	620	403	65.00 ± 1.9
	2004	707	502	71.00 ± 1.7
Фея	1997	500	325	65.00 ± 2.1
	1998	574	367	63.93 ± 2.0
	1999	655	426	65.03 ± 1.9
	2004	600	401	66.80 ± 1.9
Владимирская	1997	495	366	73.93 ± 2.0
	1998	518	367	70.84 ± 2.0
	1999	533	373	69.98 ± 2.0
	2004	870	724	83.20 ± 1.3
C. tomentosa	1997	400	352	88.00 ± 1.6
	1998	643	565	87.86 ± 1.3
	1999	333	286	85.88 ± 1.9
	2004	520	497	95.60 ± 0.9

У изученных видов процент жизнеспособной пыльцы при проращивании ее на искусственной питательной среде (более значимый тест, который учитывает не только внешние признаки и выполненность пыльцевых зерен, но и их качество) значительно ниже по сравнению с методом, основанным на способности пыльцевых зерен окрашиваться ацетокармином. Тем не менее установлена прямая и достоверная корреляционная связь между количеством морфологически сформированных, хорошо окрашивающихся и проросших на искусственной питательной среде пыльцевых зерен (коэффициенты корреляции находятся в пределах от +0.6 до +0.99). *C. tomentosa* и сорт Владимирская *C. vulgaris* характеризуются наибольшими показателями прорастания пыльцы (29.68—76.17 % и 30.00—78.50 % соответственно). У гибридов вишни обыкновенной значительная часть пыльцевых зерен не прорастает, поэтому процент прорастания сравнительно низкий: сорт Харитоновская — 4.00—12.69 %, сорт Фея — 10.88—41.50 % (табл. 2). Большинство пыльцевых зерен при прорастании образует пыльцевые трубки средней (8—15 диаметров пыльцевого зерна) и большой (более 15 диаметров) длины. У гибридов чаще встречаются аномалии роста пыльцевых трубок. У них нередки остановки в их росте и образование на концах утолщений булавовидной формы.

Отмечены случаи скручивания пыльцевых трубок в одну, изменения направления роста и т. п. Различия в фертильности пыльцы, определяемой по прорастанию на питательной среде, в зависимости от года исследования будут рассмотрены ниже.

Проведено изучение фертильности *in vivo.* Результаты показали, что исследуемые виды имеют достаточно высокую фертильность пыльцы в полевых условиях. Наивысший процент завязываемости семян и плодов за 3 года исследований (3-я декада мая) отмечен у вишни обыкновенной (Владимирская — 37 %, Харитоновская — 29.5 %, Фея — 31.8 %). Вишня войлочная, несмотря на хорошую про-

ТАБЛИЦА 2

Фертильность пыльцы *Cerasus vulgaris* и *C. tomentosa* в разные годы исследования в условиях контроля (проращивание на искусственной питательной среде)

Объект исследования	Год	Всего пыльцевых зерен, шт.	Жизнеспособных пыльцевых зерен	
			шт.	% ± m
Cerasus vulgaris				
Сорта				
Харитоновская	1997	252	32	12.69 ± 2.3
	1998	393	47	11.95 ± 1.6
	1999	405	44	10.86 ± 1.5
	2004	261	10	4.00 ± 1.2
Фея	1997	234	26	11.11 ± 2.0
	1998	334	10	11.97 ± 1.8
	1999	349	38	10.88 ± 1.7
	2004	735	305	41.50 ± 1.8
Владимирская	1997	400	136	34.00 ± 2.4
	1998	355	108	32.23 ± 2.5
	1999	350	105	30.00 ± 2.4
	2004	879	690	78.50 ± 1.4
C. tomentosa	1997	298	98	32.88 ± 2.7
	1998	299	98	32.77 ± 2.7
	1999	283	84	29.68 ± 2.7
	2004	386	294	76.17 ± 2.5

растаемость пыльцевых зерен на искусственной питательной среде, показала их низкую фертильность *in vivo.* В результате свободного опыления было зарегистрировано лишь 18.5 % завязей.

Влияние факторов на фертильность пыльцы. На растительные организмы влияет целый комплекс факторов экзогенной и эндогенной природы. Каждый фактор в отдельности и вся совокупность факторов формируют у растения фенотип, наиболее приспособленный к условиям обитания. Среди большого разнообразия факторов можно выделить главнейшие, которые создают условия существования, определяют ход физиолого-биохимических процессов в организме. К числу важнейших физических факторов относят температуру и воду. На репродуктивную сферу растений влияют и другие физические факторы: ионизирующие, УФ-облучения и т. д. Помимо факторов среды обитания на жизнеспособность растений влияет целый комплекс внутренних факторов: возраст растения, характер течения обменных процессов и т. п. В природных условиях оценить действие всего комплекса факторов, влияющих на растения, практически невозможно. Удобнее рассматривать действие каждого фактора в отдельности.

Вода. При оценке фертильности пыльцы ацетокарминовым методом у видов *Cerasus* было обнаружено, что у всех поливаемых растений (85—90 % ППВ) образуются в основном крупные пыльцевые зерна. Контрольные растения (70—75 % ППВ) в основном имеют пыльцу среднего размера. Встречаются также крупные пыльцевые зерна, реже — мелкие. Растения, произрастающие в условиях почвенной засухи (30—45 % ППВ), образуют в основном мелкие пыльцевые зерна. Наряду с этим имеется пыльца средних размеров, а крупные пыльцевые зерна редки.

Выявлено, что у растений разных вариантов водообеспечения имеются различия в количестве морфологически сформированных пыльцевых зерен. Особенно ухудшает процесс формирования пыльцы дефицит влаги в почве. У неполиваемых растений вишни обыкновенной и вишни войлочной выявлен наименьший процент морфологически сформированных пыльцевых зерен по сравнению с контролем (табл. 3). Избыточное водообеспечение незначительно снижает процент фертильной пыльцы, а в большинстве случаев не влияет на процесс ее формирования. Изучение жизнеспособности пыльцевых зерен показало различную реакцию видов на водный режим (табл. 3). При почвенной засухе у всех исследуемых растений, независимо от происхождения, образовавшаяся пыльца в большей степени не прорастает на искусственной питательной среде. Особенно заметна разница между контрольными и неполиваемыми растениями у вишни обыкновенной. Избыток влаги в почве снижает процент проросших пыльцевых зерен в основном у «старого» сорта вишни обыкновенной — Владимирской; *C. tomentosa* и гибриды *C. vulgaris* почти не отреагировали на переувлажнение. Следует отметить разницу в длине пыльцевых трубок, образующихся при прорастании пыльцы контрольных и опытных растений. У пыльцы всех неполиваемых растений длинные пыльцевые трубки формируются очень редко. Обычно они скручиваются, изменяют направление роста, лопаются и т. д. Самые крупные пыльцевые зерна неполиваемых растений нередко образуют короткие пыльцевые трубки, приостановившие свой рост. У поливаемых растений большинство пыльцевых трубок нормальной длины.

Таким образом, одним из факторов, влияющих на процессы формирования и развития пыльцы *Cerasus vulgaris* и *C. tomentosa*, является водный режим растений. Водный дефицит снижает фертильность пыльцы, избыток влаги в почве почти не влияет на морфологию пыльцевых зерен. При водном дефиците у всех видов снижается процент проросших на искусственной питательной среде пыльцевых зерен; избыточное водообеспечение незначительно уменьшает их жизнеспособность.

ТАБЛИЦА 3

Фертильность пыльцы *Cerasus vulgaris* и *C. tomentosa* в связи с разным водообеспечением

Объект исследования	Вариант опыта	Ацетокарминовый метод			Проращивание на искусственной питательной среде		
		всего пыльцевых зерен, шт.	окрашенные, шт.	% окрашенных ± m	всего пыльцевых зерен, шт.	проросшие, шт.	% проросших ± m
Cerasus vulgaris							
Сорта							
Харитоновская	К	576	375	65.10 ± 2.0	350	41	11.71 ± 1.7
	П	606	363	59.90 ± 2.0	391	45	11.51 ± 1.6
	ПЗ	664	362	54.52 ± 1.9	353	19	5.38 ± 1.2
Фея	К	576	373	64.75 ± 2.0	306	35	11.43 ± 1.8
	П	579	374	64.59 ± 2.0	387	43	11.11 ± 1.6
	ПЗ	546	340	62.27 ± 2.1	339	16	4.72 ± 1.2
Владимирская	К	515	369	71.65 ± 2.0	368	117	31.79 ± 2.4
	П	559	398	71.19 ± 1.9	376	95	25.27 ± 2.2
	ПЗ	542	337	62.18 ± 2.1	320	44	13.75 ± 1.9
C. tomentosa	К	459	401	87.36 ± 1.6	293	93	31.74 ± 2.7
	П	380	336	88.42 ± 1.6	313	100	31.94 ± 2.6
	ПЗ	328	278	84.76 ± 2.0	303	61	20.13 ± 2.3

Примечание. К — контроль, П — полив, ПЗ — почвенная засуха.

Температура. Температурные условия Центрально-Черноземной зоны России чрезвычайно вариабельны. Довольно часты годы с резкими колебаниями температуры от максимума к минимуму. Температурные условия всего года оказывают влияние на растения. Однако наиболее важны эффективные — положительные — температуры. Поэтому основное внимание при выявлении зависимости между показателями качества пыльцевых зерен и температурными данными уделялось периоду с апреля по октябрь. В этот период года проходят важные формообразовательные процессы в генеративных органах вишни. У изученных видов вишни наиболее значимыми для процесса формирования пыльцевых зерен являются: конец июля—первая половина августа (период формирования генеративных почек следующего вегетационного сезона), октябрь (период формирования археспория в генеративных почках), вторая половина апреля (процесс мейоза в микроспороцитах; образование микроспор); первая декада мая (цветение) (табл. 4).

ТАБЛИЦА 4

Среднемесячные температуры за апрель—октябрь 1996—1999, 2003, 2004 гг.
(г. Мичуринск Тамбовской обл.)

Год \ Месяц	Апрель	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь	Октябрь
1996	—	—	—	21.0	19.4	11.7	6.0
1997	5.7	13.4	20.0	19.4	17.8	10.2	5.0
1998	4.8	15.0	20.4	21.4	17.5	12.4	6.5
1999	9.8	10.2	20.3	22.7	17.6	12.3	7.1
2003	—	—	—	20.1	18.2	11.9	6.4
2004	5.6	13.2	—	—	—	—	—

При оценке влияния метеоусловий на растительные организмы используют также показатель соотношения осадков и температуры — гидротермический коэффициент (ГТК). Он вычисляется по формуле.

ГТК = 10 × сумма осадков в мм за месяц (год)/(t° более 10 °С) ×
× кол-во дней месяца (года).

Оптимальная величина ГТК для успешного развития плодовых растений — 1.2—1.4 (Кузин, 1969). В табл. 5 указаны значения ГТК за годы исследований.

Проведен анализ показателей фертильности пыльцы *C. vulgaris* и *C. tomentosa* за 1997—1999 и 2004 г. (табл. 1 и 2). Видно, что за период с 1997 по 1999 г. фертильность пыльцы различалась незначительно (табл. 1). Вероятно, одной из причин относительной стабильности качества пыльцы было несущественное различие по температуре в течение анализируемого периода. Так, во время вегетации 1996—1999 гг. величина ГТК была равной 1.3—1.4. В период формирования генеративных почек вишни (июль—август) среднемесячные температуры 1996—1998 гг. также мало различались (табл. 4). Между среднемесячными температурами октября этих лет (период заложения археспориальных клеток) также не было существенной разницы. Несмотря на отмеченную относительную стабильность фертильности пыльцы, следует отметить, что жизнеспособность пыльцевых зерен всех растений в 1999 г. была немного ниже (табл. 2). Это может быть связано с температурными значениями весенних месяцев. Как следует из табл. 4, среднемесячная температура апреля 1999 г. (период мейоза в микроспороцитах) была почти в 2 раза выше апрельских температур 1997 и 1998 г. В апреле 1999 г. наблюдались перепады температур. Максимальные температуры в некоторые дни были до +18 °С. Наряду с этим были дни с невысокими среднесуточными температурами. Очевидно, слишком высокие температуры и быстрая их смена низкими температурами отрицательно подействовали на прохождение процесса мейоза. Среднемесячная температура мая 1999 г. (период цветения) была, наоборот, ниже, чем в 1997 и 1998 г. Следовательно, перепады температур и их низкие значения ухудшают процессы формирования и развития пыльцевых зерен.

Как следует из табл. 1, фертильность пыльцевых зерен вишни в 2004 г. у ряда форм намного превышала этот показатель в 1997—1999 гг. Процент жизнеспособных пыльцевых зерен у сортов вишни обыкновенной Фея, Владимирская и вишни войлочной в 2004 г. намного выше такового 1997—1999 гг. Температура июля—августа 2003 г., когда закладывались генеративные почки цветков 2004 г., была в пределах нормы. Среднемесячная температура октября 2003 г. была немного выше, чем в 1997—1999 гг. Температуры апреля были в основном стабильны,

ТАБЛИЦА 5

Гидротермический коэффициент за 1996—1999, 2003—2004 гг.
(г. Мичуринск Тамбовской обл.)

Год \ Месяц	Апрель	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь	Октябрь	Сумма
1996	—	—	—	0.02	0.01	0.18	0.15	0.1
1997	1.90	0.74	0.75	0.98	0.60	3.14	5.40	1.3
1998	3.90	1.10	0.46	0.49	2.30	0.39	3.70	1.4
1999	2.65	1.20	0.57	0.99	1.15	1.25	2.08	1.3
2003	—	—	—	0.02	0.05	0.70	1.20	0.1
2004	0.34	0.03	—	—	—	—	—	—

без резких колебаний. В начале апреля — более низкие, к концу месяца наблюдалось их повышение. Температура I декады мая (время цветения) была достаточно высокой. Среднесуточные температуры были в пределах нормы (10—15 °С). Очевидно, благоприятное сложение температур летне-осенних месяцев 2003 г. и весенних 2004 г. стало причиной нормального прохождения процессов формирования мужского гаметофита и относительно высокой фертильности пыльцевых зерен.

Таким образом, температурные условия произрастания растений *C. vulgaris* и *C. tomentosa* влияют на процессы формирования и развития пыльцы. Более всего влияет температура весенних месяцев (апрель—май); отрицательно сказываются пониженные температуры этих месяцев, а также их резкие перепады. Температуры летне-осенних месяцев предыдущего года вегетации влияют на качество пыльцевых зерен в меньшей степени.

УФ-облучение. Под влиянием УФ-облучения изменяется соотношение количества типичных и с измененной формой пыльцевых зерен (с углублениями, выемками, удлиненной формы и т. п.). Облучение небольшими дозами (5—20-минутная УФ-экспозиция) резко увеличивает частоту пыльцевых зерен с измененной формой (табл. 6). Наиболее ярко это проявилось у вишни войлочной и сорта вишни обыкновенной Харитоновская. При 60-минутной УФ-экспозиции незначительно увеличивается процент деформированной пыльцы, а в некоторых случаях ча-

ТАБЛИЦА 6

Фертильность пыльцы *Cerasus vulgaris* и *C. tomentosa* в связи с УФ-облучением (ацетокарминовый метод)

Объект исследования	Вариант УФ-облучения	Всего пыльцевых зерен, шт.	Пыльцевые зерна, % ± m				
			крупные	средние	мелкие	с измененной формой	окрашенные
Cerasus vulgaris							
Сорта							
Харитоновская	К	413	31.0 ± 2.3	26.0 ± 2.1	43.0 ± 2.4	—	57.0 ± 2.4
	60	126	26.0 ± 3.9	24.6 ± 3.8	49.4 ± 4.4	9.5 ± 2.6	21.4 ± 3.6
	30	114	20.1 ± 3.7	43.8 ± 4.6	36.1 ± 4.5	11.4 ± 3.0	14.0 ± 3.2
	20	113	21.0 ± 3.8	47.0 ± 4.7	32.0 ± 4.4	26.5 ± 4.1	35.4 ± 4.5
	5	101	13.0 ± 3.3	30.7 ± 4.6	56.3 ± 4.9	29.7 ± 4.5	40.0 ± 4.9
Фея	К	367	26.4 ± 2.3	26.4 ± 2.3	47.2 ± 6.8	9.3 ± 1.5	51.5 ± 2.6
	60	99	20.2 ± 4.0	30.3 ± 4.6	49.5 ± 5.0	9.0 ± 2.9	35.3 ± 4.8
	30	131	37.4 ± 4.2	37.4 ± 4.2	25.2 ± 3.8	12.2 ± 2.8	16.8 ± 3.3
	20	112	29.5 ± 4.3	31.2 ± 4.4	39.3 ± 4.6	26.8 ± 4.2	34.8 ± 4.5
	5	130	26.1 ± 3.8	47.7 ± 4.4	26.2 ± 3.8	13.0 ± 2.9	36.1 ± 4.2
Владимирская	К	870	49.0 ± 2.9	33.0 ± 2.8	18.0 ± 2.3	—	83.2 ± 1.3
	60	485	14.0 ± 1.6	39.0 ± 2.2	47.0 ± 2.3	4.9 ± 1.0	47.0 ± 2.3
	30	444	36.7 ± 2.3	42.0 ± 2.3	21.2 ± 1.9	11.0 ± 1.5	60.1 ± 2.3
	20	510	24.0 ± 1.9	50.0 ± 2.2	26.0 ± 1.0	16.5 ± 1.6	78.0 ± 1.8
	5	415	51.1 ± 2.9	34.0 ± 2.3	14.9 ± 1.7	7.2 ± 1.3	80.0 ± 2.0
C. tomentosa	К	337	44.5 ± 2.7	30.9 ± 2.5	24.6 ± 2.3	12.5 ± 1.8	70.6 ± 2.5
	60	115	41.0 ± 4.6	36.5 ± 4.5	22.5 ± 3.9	23.5 ± 4.0	47.8 ± 4.6
	30	143	23.0 ± 3.5	40.5 ± 4.1	36.5 ± 4.0	20.3 ± 3.4	24.5 ± 3.6
	20	101	38.6 ± 4.8	31.7 ± 4.6	29.7 ± 4.5	48.5 ± 5.0	58.4 ± 4.5
	5	104	54.6 ± 5.0	30.0 ± 4.5	15.4 ± 3.5	30.0 ± 4.5	70.2 ± 4.5

Примечание. К — контроль, 5 — 5-минутная, 20 — 20-минутная, 30 — 30-минутная, 60 — 60-минутная УФ-экспозиция.

стота нарушений, наоборот, снижается. По-видимому, это можно объяснить тем, что при непродолжительных воздействиях УФ-лучей (5—30-минутная экспозиция) в пыльцевых зернах возникают малые мутации. Эти мутации в основном касаются лишь формы пыльцевых зерен. Облучение большими дозами (60-минутная УФ-экспозиция) помимо внешней структуры изменяет внутренние характеристики пыльцы. Сильно пораженные пыльцевые зерна, скорее всего, гибнут. Поэтому процент окрашенной пыльцы после 60-минутной УФ-экспозиции среди общего количества пыльцевых зерен невысокий.

При облучении пыльцы ультрафиолетом изменяются ее характеристики. Так, у вишни войлочной и всех сортов вишни обыкновенной после УФ-облучения снижается процент фертильных (окрашенных ацетокармином) пыльцевых зерен. Вероятно, это объясняется особенностями метаболизма пыльцевых зерен после УФ-воздействий. Под влиянием ультрафиолетовых лучей часть реакций обменного характера в пыльце замедляется, что отрицательно сказывается на ее фертильности (табл. 6). В основном этот показатель существенно снижается после 30- и 60-минутной УФ-экспозиции (более всего — у сорта Харитоновская). О снижении жизнеспособности пыльцы свидетельствует и метод оценки, основанный на ее проращивании на искусственной питательной среде. Однако темпы и характер изменения этого показателя у разных форм неодинаковые (табл. 7). Вероятно, это обусловлено происхождением растений. У вишни войлочной при всех вариантах

ТАБЛИЦА 7

Фертильность пыльцы *Cerasus vulgaris* и *C. tomentosa* в связи с УФ-облучением (проращивание на искусственной питательной среде)

Объект исследования	Вариант УФ-облучения	Пыльцевые зерна		Пыльцевые трубки, % ± m		
		всего, шт.	не проросшие, % ± m	длинные	средние	короткие
Cerasus vulgaris						
Сорта						
Харитоновская	К	443	92.5 ± 1.2	50.7 ± 2.3	16.0 ± 1.7	33.3 ± 2.2
	60	336	96.4 ± 1.0	16.6 ± 2.0	71.6 ± 2.6	41.6 ± 2.6
	30	245	94.0 ± 0.01	33.3 ± 3.0	13.3 ± 2.1	53.3 ± 3.1
	20	499	96.8 ± 0.6	31.3 ± 2.1	43.8 ± 2.2	25.0 ± 1.9
	5	344	93.3 ± 1.3	0	0	100.0 ± 0
Фея	К	377	95.4 ± 1.1	39.1 ± 2.5	21.7 ± 2.1	39.1 ± 2.5
	60	261	94.0 ± 1.5	25.0 ± 2.7	56.7 ± 3.1	18.3 ± 2.4
	30	323	94.5 ± 1.3	67.3 ± 2.6	21.8 ± 2.3	10.9 ± 1.7
	20	218	92.7 ± 1.8	56.2 ± 3.3	43.8 ± 3.3	0
	5	104	94.2 ± 2.3	17.2 ± 3.7	0	82.7 ± 3.7
Владимирская	К	879	21.5 ± 1.4	48.0 ± 1.7	35.9 ± 1.6	16.1 ± 0.8
	60	509	20.8 ± 1.8	21.0 ± 1.8	25.0 ± 1.9	54.0 ± 2.2
	30	402	14.9 ± 1.8	31.1 ± 2.3	29.1 ± 2.3	39.8 ± 2.4
	20	511	25.2 ± 1.9	29.9 ± 2.2	46.0 ± 2.2	14.1 ± 1.5
	5	600	20.8 ± 1.7	40.0 ± 2.0	33.3 ± 1.9	26.7 ± 1.8
C. tomentosa	К	325	66.2 ± 2.6	81.1 ± 2.1	14.5 ± 2.0	4.4 ± 1.1
	60	237	80.7 ± 2.6	50.3 ± 3.2	36.8 ± 3.1	13.0 ± 2.1
	30	288	88.9 ± 1.8	59.5 ± 2.9	31.5 ± 2.7	9.0 ± 1.7
	20	186	88.8 ± 2.3	4.2 ± 1.5	4.2 ± 1.5	85.0 ± 2.6
	5	162	89.0 ± 2.4	39.1 ± 3.8	16.4 ± 2.9	44.5 ± 3.9

Примечание. К — контроль, 5 — 5-минутная, 20 — 20-минутная, 30 — 30-минутная, 60 — 60-минутная УФ-экспозиция.

УФ-экспозиции жизнеспособность пыльцы снижается. Более всего — при 5-минутной УФ-экспозиции (на 67.5 %). На жизнеспособность пыльцы вишни обыкновенной УФ-облучение влияет по-разному. Так, у вишне-черемухового гибрида Харитоновская жизнеспособность пыльцы всех вариантов облучения понижена. У вишне-черешневого гибрида Фея во всех вариантах опыта наблюдали повышение этого показателя по сравнению с контролем (более всего — при 20-минутной УФ-экспозиции). У сорта Владимирская жизнеспособность пыльцы при 20-минутной УФ-экспозиции в сравнении с контролем немного повышается; остальные варианты облучения этот показатель снижают.

Под влиянием УФ-облучения у всех форм увеличивается количество пыльцевых зерен, дающих короткие пыльцевые трубки (табл. 7). Наряду с этим при 20-минутном УФ-воздействии у сортов обыкновенной вишни возрастает сумма пыльцевых зерен, прорастающих длинными и средней величины пыльцевыми трубками. Использование выявленных закономерностей обеспечит возможность направленного влияния УФ-облучения на репродуктивный процесс плодовых растений с целью повышения эффективности селекционной работы. Имеются данные о положительном воздействии 20-минутной УФ-экспозиции на жизнеспособность пыльцы родов *Malus*, *Pyrus* и *Sorbus* (Яндовка, Деева, 2003).

Местоположение цветка в кроне также влияет на фертильность пыльцы. В цветках, собранных с верхнего и среднего ярусов кроны, количество морфологически сформированных пыльцевых зерен больше, чем в цветках нижнего яруса. Проведенный анализ свидетельствует о том, что в цветках вышележащих ярусов кроны доля крупных и средних пыльцевых зерен в большинстве случаев превышает долю мелкой (маложизнеспособной) пыльцы. В цветках нижних ярусов обнаружен и самый низкий процент жизнеспособных пыльцевых зерен. Характер же нарушений роста пыльцевых трубок не зависит от местоположения цветка в кроне. Нарушения роста пыльцевых зерен в цветках всех ярусов кроны в целом сходны.

Выводы

1. Растения видов *Cerasus vulgaris* и *C. tomentosa* имеют высокий процент морфологически сформированных пыльцевых зерен. Их фертильность зависит от происхождения растений. Вишня войлочная и генетически сбалансированный («старый») сорт Владимирская вишни обыкновенной характеризуются относительно высокой жизнеспособностью пыльцы; у гибридов вишни обыкновенной этот показатель ниже. Аномалии роста пыльцевых трубок наиболее часты у гибридов.

2. На фертильность пыльцы вишни влияет ряд факторов: водный режим (дефицит влаги в почве снижает этот показатель), температура (особенно во время весенних месяцев — апрель, май, когда происходят процессы развития мужского гаметофита); УФ-облучение (изменяется морфология и увеличивается процент деформированных пыльцевых зерен, что зависит от происхождения растений); местоположение цветка в кроне (самый высокий процент морфологически нормальной и жизнеспособной пыльцы присущ цветкам верхнего и среднего ярусов).

Благодарности

Авторы благодарят директора Всероссийского НИИ генетики и селекции плодовых растений им. Мичурина Н. И. Савельева за предоставленную возможность работать с коллекционным материалом института.

Исследование выполнено при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 05-04-48136) и гранта президента РФ «Ведущие научные школы России» (проект № НШ-2148.2003.4).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алимова Г. К. Пыльцевое зерно // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. СПб., 1994. С. 86—87.

Березенко Н. П. Особенности формирования женского гаметофита у вишни и прорастание пыльцы при межвидовых реципрокных скрещиваниях ее с черешней // Цитология и генетика. 1982. Т. 16. Вып. 1. С. 18—24.

Броунов П. И. Значение сельскохозяйственно-метеорологических наблюдений и краткое руководство для проведения их. СПб., 1897. 137 с.

Волошина А. А. Жизнеспособность пыльцы черешни, вишни и их гибридов // Бюл. гос. Никитск. бот. сада. 1970. Вып. 1. № 12. С. 18—20.

Грибановская Т. В. Биологические особенности пыльцы некоторых плодовых культур // Матер. Межд. научн.-практич. конф. молодых ученых. Мичуринск, 2000. Ч. 1. С. 20—25.

Дутова Л. И., Скрипка Е. А., Ульяновская Е. В. Избирательность опыления и оплодотворения вишни различными видами рода *Cerasus* // Матер. конф. по совершенствованию сортимента и технологии возделывания косточковых культур. Орел, 1998. С. 53—55.

Жидкова Е. Н. Жизнеспособность пыльцы вишне-черешневых гибридов и их исходных форм // Биологические основы селекции растений. Воронеж, 1985. С. 55—62.

Жуков О. С., Колотева Н. И. Качество пыльцы сеянцев косточковых пород, полученных от гибридизации с использованием гиббереллина // Тр. Центр. генет. лаб. им. Мичурина. Мичуринск, 1972. Т. 13. С. 14—21.

Загорулько Ю. В., Жуков О. С., Рязанов А. А., Монаенкова С. И. Генетические особенности формирования ряда хозяйственно ценных признаков отдаленных гибридов // Матер. VIII Межд. семинара-совещ. фитофизиологов. Тамбов, 2001. С. 99—101.

Камелина О. П. Пыльник // Сравнительная эмбриология цветковых растений. Л., 1981. Т. 1. С. 18—21.

Кузин И. С. Рост сеянцев и саженцев яблони и груши на разных фотопериодах // Тр. Центр. генет. лаб. им. Мичурина. Мичуринск, 1969. Т. 10. С. 205—214.

Монаенкова С. Н., Жуков О. С., Фролова А. А., Загорулько Ю. В. Пыльца отдаленных гибридов и сортов вишни и малины // Матер. VIII Междунар. семинара-совещ. фитофизиологов. Тамбов, 2001. С. 112—115.

Назарова М. Н., Истомина Е. А. Влияние температурных условий формирования пыльцы вишни войлочной на ее фертильность и частоту выхода геномных мутаций // Селекционно-генетические проблемы развития садоводства в средней полосе европейской части России. Мичуринск, 1995. С. 134—136.

Назарова М. Н., Симонова О. А. Микроспорогенез и жизнеспособность пыльцы вишни войлочной в условиях Воронежа // Матер. IX Всес. совещ. по эмбриологии растений «Гаметогенез, оплодотворение и эмбриогенез семенных растений, папоротников и мхов». Кишинев, 1986. С. 65—66.

Орёл Л. И. Цитоэмбриологическое изучение цитоплазматической мужской стерильности лука // Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции. 1968. Т. 40. № 1. С. 163—176.

Рассветаева Э. Г. Характеристика особенностей пыльцевой фертильности косточковых // Матер. Всес. совещ. «Цитолого-эмбриологические и генетико-биохимические основы опыления и оплодотворения растений». Киев, 1982. С. 117—119.

Романова Н. П., Шелаботин Г. П., Леонченко В. Г. и др. Методические рекомендации по применению цитологических методов в плодоводстве. М., 1988. 52 с.

Симоненко В. К. Развитие пыльника и микроспор в фертильных и ЦМС-линиях подсолнечника // Цитология и генетика. 1982. Т. 16. № 5. С. 34—41.

Терехин Э. С., Батыгина Т. Б., Шамров И. И. Классификация типов стенки микроспорангия у покрытосеменных. Терминология и концепции // Бот. журн. 1993. Т. 78. № 6. С. 16—24.

Туровцева Н. М. Цитологические особенности отдаленных гибридов косточковых культур // Матер. междунар. конф., посвящен. 100-летию акад. Цицина, «Проблемы интродукции растений и отдаленной гибридизации». М., 1998. С. 472—473.

Туровцева Н. М. Цитологические особенности отдаленных гибридов сливы // Матер. VIII Междунар. семинара-совещ. фитофизиологов. Тамбов, 2001. С. 126—129.

Туровцева Н. М., Курсаков Г. А. Жизнеспособность пыльцы у отдаленных гибридов сортов и видов сливы // Бюл. науч. инф. Всерос. научн.-иссл. ин-та генет. и селекции плодовых раст. им. Мичурина. Мичуринск, 1995. Вып. 52. С. 24—30.

Харитонова Е. Н., Иноземцев В. А. Изучение изменчивости вишни и сливы в различных климатических условиях // Бюл. Центр. генет. лаб. им. Мичурина. 1977. Вып. 26. С. 22—28.

Яндовка Л. Ф. Цитологический анализ процесса микроспорогенеза у *Cerasus vulgaris* (*Rosaceae*) в связи с водным режимом // Бот. журн. 2004а. Т. 89. № 6. С. 924—935.

Яндовка Л. Ф. Цитомиксис в процессе мейоза при микроспорогенезе у *Cerasus vulgaris* (*Rosaceae*) в связи с водным режимом // Бот. журн. 2004б. Т. 89. № 7. С. 1141—1145.

Яндовка Л. Ф., Деева Л. А. Биологические особенности пыльцы некоторых представителей родов *Malus*, *Cerasus*, *Pyrus* и *Sorbus* в связи с УФ-облучением // Физиологические аспекты продуктивности растений. Орел, 2004. Ч. 2. С. 232—235.

Batygina T. B., Vasilyeva V. E. Periodization in the development of flowering plant reproductive structures: critical periods // Acta Biol. Cracov., Ser. Bot. 2003. Vol. 45. N 1. P. 27—36.

SUMMARY

The fertility of pollen grains in *Cerasus vulgaris* and *C. tomentosa* was studied. The plants are characterized by high level of morphologicaly formed pollen grains. This value is higher in genetically stabilized varieties, than in new hybrid ones. The pollen vitality is influenced by many factors: water (the shortage of water decreases pollen fertility) and temperature (especially in spring, when the pollen grains develop) regimes, UF-radiation (the morphology changes and pollen abnormalities increase), position of a flower in a tree crown (morphologically normal and vital pollen predominantly develops in the flowers of upper and middle layers).

УДК 581.14 : 581.524.3 : 582.572.2 Бот. журн., 2006 г., т. 91, № 2

© Е. А. Чубарь

SECURINEGA SUFFRUTICOSA (*EUPHORBIACEAE*) НА ОСТРОВАХ ДАЛЬНЕВОСТОЧНОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО МОРСКОГО ЗАПОВЕДНИКА

E. A. CHUBAR. *SECURINEGA SUFFRUTICOSA* (*EUPHORBIACEAE*) ON THE ISLANDS OF THE FAR EAST STATE MARINE RESERVE

Институт биологии моря ДВО РАН
690041 Владивосток, ул. Пальчевского, 17
Факс (4232) 31-09-00
E-mail: inmarbio@mail.primorye.ru
Поступила 01.06.2005
Окончательный вариант получен 30.08.2005

Рассмотрены биологические и ценотические особенности *Securinega suffruticosa*, произрастающей на островах Дальневосточного государственного морского заповедника. Выделены этапы возрастного развития, изучены онтогенез и морфогенез вегетативных органов, возрастная и половая структура популяций.

Ключевые слова: онтогенез, морфогенез, жизненная форма, возрастное состояние, *Securinega*, Дальний Восток России.

Большинство видов рода *Securinega* Comm. ex Juss. — секуринега — распространены в пределах умеренно теплого, субтропического и тропического поясов Старого и Нового Света (Pax, Hoffman, 1931). В евроазиатской части ареала в районы с сезонным климатом с отрицательными зимними температурами заходят только 2 вида секуринеги: восточноазиатская секуринега полукустарниковая — *S. suffruticosa* (Pall.) Rehd. — в Забайкалье, Приамурье, Приморье, Северо-Восточный Китай, Корею (Комаров, 1950; Шретер, Шретер, 1968; Kitagawa, 1979) и средиземноморская секуринега красильная — *S. tinctoria* (L.) Rothm. — в юго-западную часть Пиренейского п-ова (Tutin, 1968).

Ареал *S. suffruticosa*, также включает о-в Тайвань (Hsieh Chang-fu, 1977), Центральный и Южный Китай (Li Pingtao, Webster, htt://...), острова Хонсю, Сикоку, Кюсю в Японии (Ohwi, 1965). В тропиках секуринега полукустарниковая произрастает в горах от высоты 300 до 2500 м над ур. м., в умеренной зоне — от прибрежных районов до среднегорий высотой 700—800 м над ур. м.

Особенности биологии *S. suffruticosa in situ*, строение и развитие ее популяций до сих пор специально не освещались. Более подробно охарактеризованы условия местообитания и распространения этого вида на северной границе ареала, в пределах России (Комаров, 1950; Шретер, 1957; Шретер, Шретер, 1964; Безделева, 1991; Байков, 1996; Дулепова, 2000а).

Наиболее полные сведения по прорастанию семян, росту и развитию побегов, динамике наращивания надземной фитомассы, морфологическим и анатомическим особенностям секуринеги полукустарниковой были получены *ex situ* в ходе интродукционных работ, проводимых в связи с высокой перспективностью ее в качестве лекарственного сырья (Замятнин, 1958; Смирнова, 1961; Дерий, 1964; Слепян, 1964; Абдурахманов, Ходжаев, 1977). Значительное число материалов посвящено химическим, физиологическим, фармакологическим и ресурсоведческим вопросам (Муравьева, Баньковский, 1956; Турова, Алешкина, 1956; Шретер, 1957; Муравьева, Кузовков, 1963; Березнеговская, Трофимова, 1965; Трофимова, 1966а, б; Турова, Сапожникова, 1983; Растительные..., 1985; Дикорастущие..., 2001; Дулепова, 2000б, и др.).

На наш взгляд, данный вид заслуживает особого внимания с точки зрения биоморфологии. Абсолютное большинство представителей рода *Securinega* являются относительно ксерофильными, светолюбивыми и термофильными кустарниками или маленькими деревьями до 6 м выс.; ряд видов (например, *S. acicularis* Croizat, *S. tinctoria*) обладает ярко выраженной ксероморфной структурой. *S. suffruticosa* — типичный кустарник в тропической части ареала, в условиях умеренного пояса характеризуется повышенной пластичностью и образует целый ряд биоморф, адаптированных к конкретным климатическим и эдафическим условиям.

В наши задачи входило освещение вопросов онтогенеза и морфогенеза, сезонного развития, особенностей возрастной структуры, распространения и фитоценотической приуроченности популяций *S. suffruticosa* на территории Дальневосточного государственного морского заповедника.

Материал и методика

Изучение ценотических популяций секуринеги полукустарниковой проводили на островах Большой Пелис, Матвеева, Фуругельма в вегетационные сезоны 2000—2003 гг. Самые ранние наблюдения начинали 2 мая, последние — 31 октября. Пространственное размещение растений, плотность и численность ценопопуляций определяли методом картирования особей на учетных площадках размером 50 × 50 м. В отдельных местообитаниях вели сплошной пересчет растений. Возрастной и половой состав определяли в период пика цветения с 15 по 25 июля. При выделении возрастных групп и онтогенетических состояний использовали литературные данные по онтогенезу деревянистых растений (Серебряков и др., 1954; Серебряков, 1962; Заугольнова, 1968; Ротов, 1969; Нечаева и др., 1973; Мазуренко, Хохряков, 1977; Чистякова, 1978, 1979, 1987; Мазуренко, 1980; Комарова, 1983, 1992, 1994; Диагнозы..., 1989, и др.). Развитие растений наблюдали в природе и в культуре. Рисунки делали с живых и фиксированных растений, гербарных образцов, фотографий. Возраст и особенности анатомического строения осевых структур определяли по спилам живых и отмерших побегов.

Особенности биологии и возрастного развития

S. suffruticosa на островах заповедника растет как прямостоячий ветвистый аэроксильный двудомный кустарник или кустовидное деревце 0.8—3.5 м выс., с 1—5, редко более, стволиками.

Размножение растений в природе осуществляется только семенами. Сроки появления проростков и продолжительность отдельных фаз онтогенеза в значительной степени зависят от погодных условий вегетационного периода и конкретных условий местообитания. На островах морского заповедника раскрытие почек у секуринеги начинается со второй декады мая при переходе средней суточной температуры через +10 °C; полное олиствение наступает в середине июня, цветение — в первой-второй декаде июля и продолжается до начала августа, образование плодов — со второй декады августа по конец сентября. Прорастание семян и развитие проростков идут в период максимальных положительных температур — с первой декады июля до середины августа. Вегетация прекращается с наступлением заморозков, обычно в конце октября. Иногда растения уходят в зиму с зелеными листьями.

Семена созревают в сентябре, характеризуются высокой всхожестью (до 95—100 %) и быстрыми темпами прорастания. Зародышевый корешок появляется на 3—4-й день после посева, семядольные листья — на 4—5-й день, первые настоящие листья — на 10—12-й день. Прорастание надземное. Семядолей 2, очень редко 4 (рис. 1). Семядольные листочки плотные, несколько мясистые, обратнояйцевидные, на верхушке округлые, слегка притупленные или слабо вогнутые, при основании удлиненно-клиновидные, на черешках 5—6 мм дл.; обычно сохраняются до конца сезона. Размеры их варьируют по длине и ширине: от 6.5 × 4.5 до 10.0 × 6.00 мм. Подсемядольная часть проростков утолщенно-цилиндрическая, 15—25 (30) мм дл., буроватая, книзу переходящая в более светлый корешок. Зародышевый корешок, становящийся главным корнем, быстро заглубляется, с появлением первых настоящих листьев обильно ветвится. Надсемядольное междоузлие развито, 5—7 мм дл., голое, белесоватое.

Первый ювенильный лист округлый или широкоовальный, реже обратнояйцевидный или обратносердцевидный, с приостренной верхушкой, по размерам равен или несколько меньше семядольных. Ближайшие последующие листья сходные с первым, но более крупные. Листья типичной формы, эллиптические, овальноланцетные, обратноовальные с хорошо заметными боковыми жилками, развиваются с 6—8-го листа.

Почки закладываются в пазухах всех листьев, в том числе семядольных и верхушечных.

При благоприятных условиях сеянцы достигают 25—30 см выс., обычно не превышают 10—15 см выс. Очень редко у сильнорослых экземпляров наблюдается образование 2—3 боковых веточек. Они развиваются из пазушных почек в средней или в верхней части материнской оси (от 26—27-го листа) и обгоняют верхушку по темпам роста (рис. 2).

Развитие растений первого года жизни продолжается на островах до середины октября. Гипокотиль и нижняя часть основной оси (2—5 междоузлий) к концу сезона одревесневают. Ее верхняя половина сохраняет травянистую структуру и вместе с недоразвитыми почками и боковыми веточками отмирает. Граница между нижней, одетой перидермой, и верхней, светло-зеленой фотосинтезирующей частью, четко выражена уже в середине августа. Сухие концы побегов зимой опадают или сохраняются до весны в виде голых белесовато-бурых «хлыстиков». Нередко в бес-

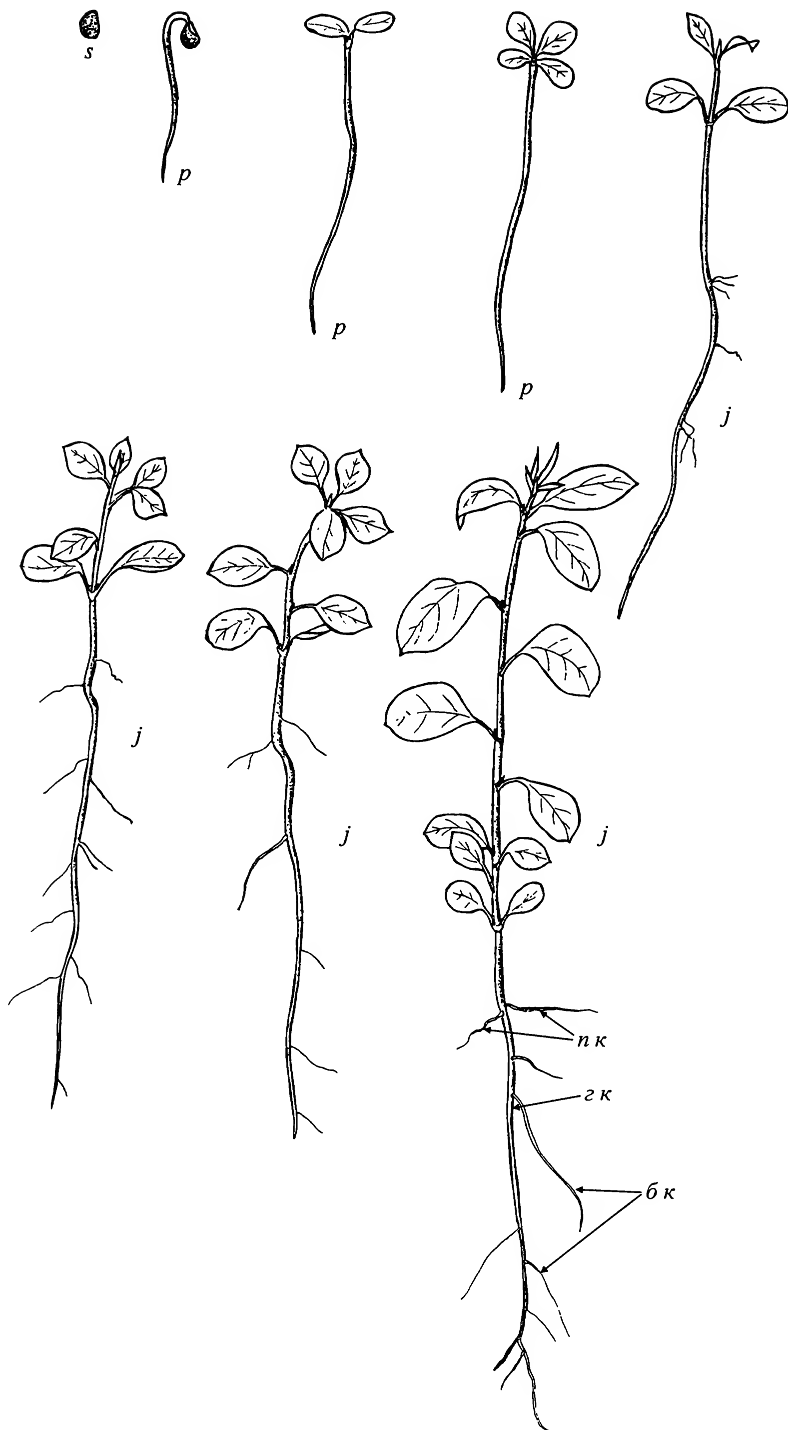


Рис. 1. Семя (*s*), проростки (*p*) и ювенильные растения (*j*) *Securinega suffruticosa*.
б к — боковые корни, *г к* — главный корень, *п к* — придаточные корни. Масштабная линейка — 1 см.

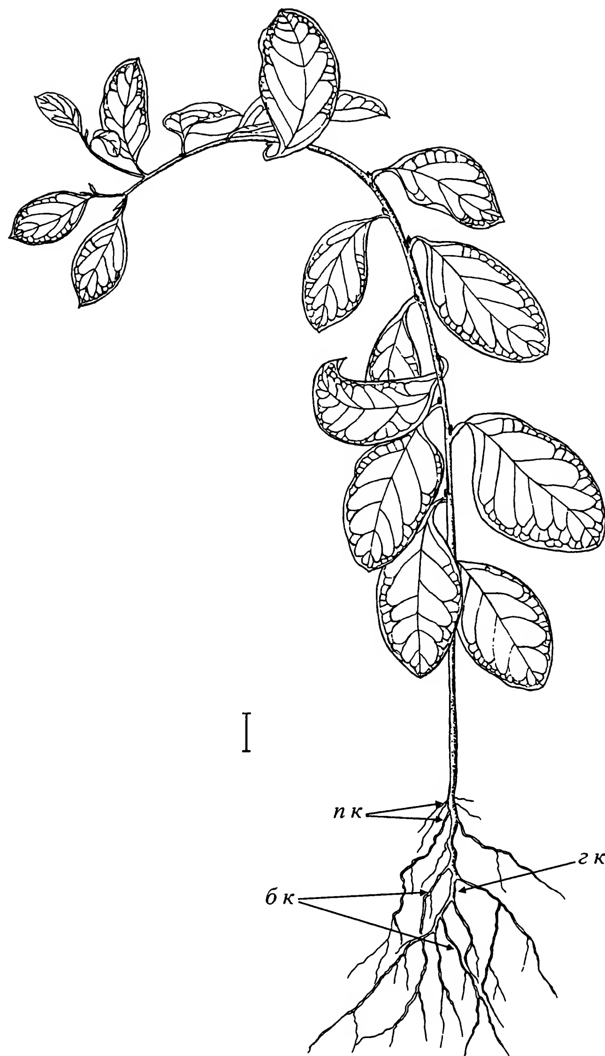


Рис. 2. Растение *Securinega suffruticosa* в 3 мес (*im*).
Обозначения те же, что и на рис. 1.

снежные зимы побег первого года жизни обмерзает до семядольных листьев. В таких случаях нарастание в высоту в следующем сезоне продолжает симподиальный годичный побег, развивающийся из пазушной почки семядольного листа. Он может быть как простым, одноосным, так и разветвленным.

На второй год жизни сеянца в рост трогаются 1—3 (5) пазушные почки, расположенные в средней и (или) в нижней части материнской оси. Развивающиеся симподиальные годичные побеги достигают 25—50 см выс., наиболее мощные в верхней своей трети формируют от 2 до 6 боковых ассимиляционных веточек. От материнской оси побеги отходят под углом 40—55°, т. е. являются косо-ортотропными. Они обычно различаются по высоте и диаметру. Наиболее сильные ростовые побеги (1—2) формируют скелет растения, остальные бывают в различной степени угнетены и выполняют преимущественно ассимиляционную функцию. Зимой вся

несклерифицированная часть годичных побегов отмирает. Сухие части побегов могут сохраняться на растениях 2—3 года. Корневая система, представленная главным образом с 12—16 разветвленными (4 порядка) боковыми корнями, развивается по стержнекорневому типу. Придаточные стеблевые корни слабо развитые или отсутствуют. Главный корень, как правило, равен по длине половине надземной осевой многолетней части (рис. 3).

Растения 3-го и 4-го года развития представляют собой кустистые (редко одноосные) растения 40—120 см выс., с материнским побегом 10—20 см дл. и 0.4—0.5 см диам. у основания, 1—3 скелетными побегами второго порядка длиной 15—45 см и годичными ветвящимися побегами 3-го и 4-го порядков 15—50 см дл. Кроме материнского побега может быть еще 2—3 дочерних побега формирования,

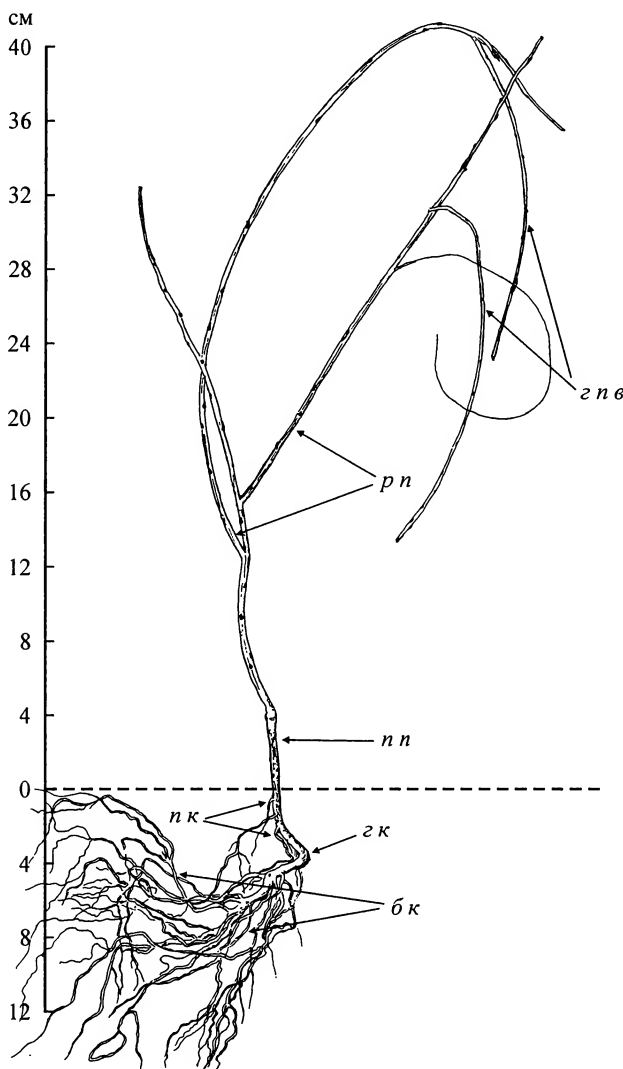


Рис. 3. Растение *Securinega suffruticosa* 2 лет (v) после окончания вегетации.

г п в — годичный побег ветвления, *п п* — первичный побег, *р п* — ростовые годичные побеги, *о* — уровень почвы. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

отходящих от подсемядольной части первичного побега. Они по темпам роста заметно уступают побегам основной оси и нередко являются недолговечными. Позднее, с усилением и укрупнением базальной части первичного побега, начинается развитие более мощных дочерних побегов формирования, на основе которых формируются дополнительные скелетные оси. Подземная часть представлена системой главного корня до 20 см дл. с многочисленными (16—24) боковыми и приповерхностными придаточными корнями, отходящими от гипокотиля, имеющими 6 порядков ветвления (рис. 4).

Сравнительное исследование онтогенеза секуринеги в природе и в культуре (в лаборатории) в течение 4 лет показало, что продолжительность вегетационного

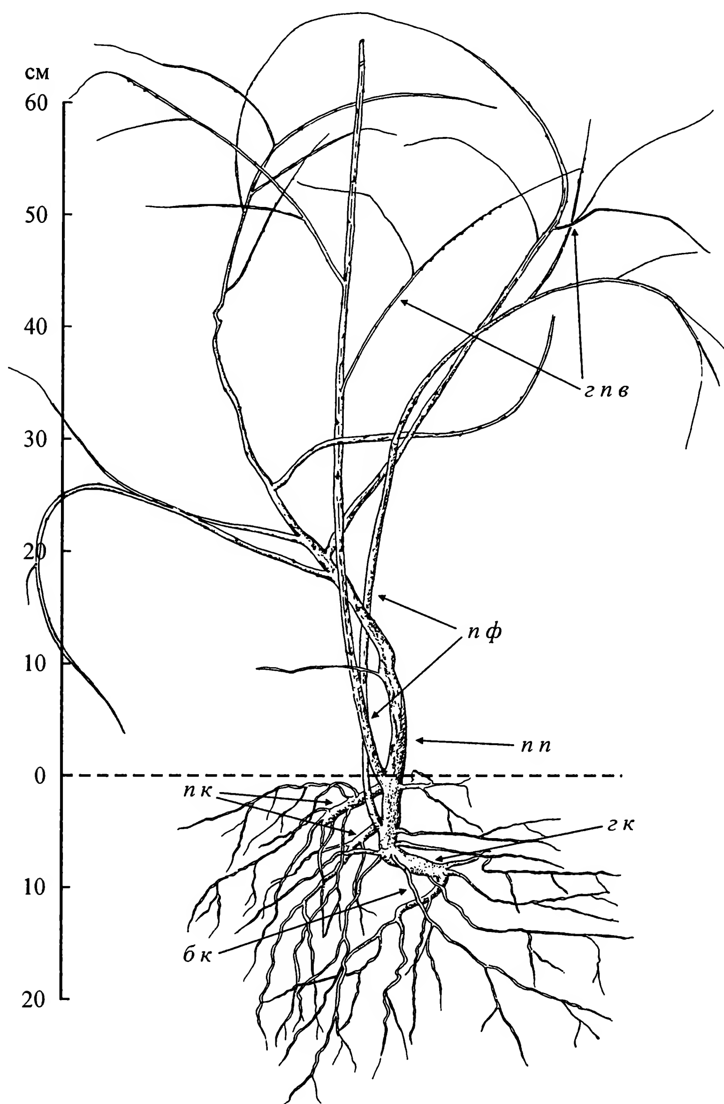


Рис. 4. Растение *Securinega suffruticosa* 3 лет (q_1) кустовидной формы.
п ф — побеги формирования. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1, 3.

периода в естественных условиях составляет в среднем 160—165 дней, *ex situ*, при постоянной температуре +15—24 °С — 210—230 дней. Темпы развития сеянцев на ранних стадиях онтогенеза (p → im) в том и другом случаях практически одинаковы, лишь длина годичных приростов осевых структур в лаборатории примерно вдвое выше. Продление сроков вегетации способствует переходу части сеянцев в возрастную группу v-особей, а некоторых из них — в g_1-особей уже в год посева.

Слабое одревеснение и отмирание верхушек годичных побегов (ростовых, ассимиляционных и генеративных) наблюдается и в природе, и в культуре. Период покоя при выращивании в лаборатории составляет около 2 мес.

Четкая дифференциация побегов на генеративные и вегетативные у секуринеги наблюдается только в первые годы жизни. Строго вегетативным является только первичный побег. Все побеги ветвления потенциально являются генеративными. Репродуктивные органы закладываются внутрипазушно как на молодых ростовых побегах, так и на отходящих от них силлептических побегах ветвления. Развитие идет последовательно от нижних почек к верхним. На одном и том же растении одновременно могут наблюдаться бутоны, цветки и зеленые плоды. В наиболее благоприятных условиях местообитания секуринега зацветает на 3-й год жизни, обычно же — на 5—7-й год. Однако в культуре образование генеративных побегов и развитие органов размножения возможно уже в год посева. Так, семена, высеянные 11.06.2001 г., дали растения, у которых через 3 мес в средней и в верхней частях материнского побега образовалось по 2—3 боковые веточки с пазушными цветочными почками, на 135-й день началось цветение. Структура побега, за исключением подсемядольной части и нижних междоузлий, оставалась травянистой. Таким образом, для прохождения короткого жизненного цикла, от момента появления всходов до образования плодов, потребовалось около 6.5 мес. Возможно, что такое развитие наблюдается у секуринеги в южной части ареала. При интродукции в Ботаническом саду АН Узбекистана (г. Ташкент) первое цветение наблюдалось уже на втором году жизни сеянцев (Абдурахманов, Ходжаев, 1977), а общее развитие растений шло вдвое быстрыми темпами, чем в наших условиях.

Следует подчеркнуть, что у секуринеги рост побегов в длину идет в течение только одного сезона. Если какая-то часть побега (нижняя треть или половина) становится многолетней и участвует в образовании скелета растения, ее дальнейшее отрастание идет только по диаметру. Дочерние симподиальные побеги (1—3), продолжающие увеличение осевых побегов в высоту, обычно развиваются из почек, расположенных в средней части сохраняющихся отрезков ветвей. Верхние «пеньки» побегов постепенно отпадают и границы между годичными приростами в стволовой части со временем стираются. В скелетных ветвях и в кроне они выражены более резко из-за высокой требовательности растений к освещению и меньшей продолжительности жизни второстепенных осевых и периферических ростовых побегов. Таким образом, скелетные оси у секуринеги составлены из базальных участков побегов разных лет. Стволовые части образованы материнским побегом и(или) дополнительными побегами формирования и базальными участками ростовых побегов 1—4-го порядков ветвления, второстепенные осевые побеги и побеги кроны — многолетними частями побегов верхних порядков. Побеги средних порядков ветвления (4—6), несущие крону, и их базальные части нередко бывают длиннее предыдущих. Однако чем ближе к кроне, тем короче становятся долговечные части осевых структур. У самых верхних порядков они нередко составляют несколько сантиметров. Поэтому у средневозрастных и старых генеративных особей периферические ростовые побеги и годичные генеративные и ассимиля-

ционные веточки отрастают пучками в своеобразных «зонах» или «узлах» кущения, расположенных на концах конечных и в основании предыдущих приростов кроны.

В онтогенезе секуринеги имеют большое значение спящие почки. Они дают начало не только дочерним побегам формирования, на основе которых образуются дополнительные стволы и вторичная крона у стареющих особей, но и недолговечным ростовым, генеративным и ассимиляционным побегам, увеличивающим общую фотосинтетическую поверхность. По мере старения растений развитие побегов из спящих почек базальных участков ветвей и ствола усиливается.

Для побегов секуринеги характерно раннее развитие перидермы. Их лигнификация начинается уже через 1 мес после начала развития. Одревеснение распространяется на 1/4—1/2 длины побега. В конце сезона на базальных участках побегов начинает формироваться пробковая ткань. Толщина пробкового слоя с возрастом увеличивается и у 25-летних растений достигает 0.5—0.8 см. Образование пробки, а позднее корки (до 0.9 см толщ.), имеющих крупнопористую структуру, способствует переживанию растением холодных и сухих сезонов года.

Длина годичных вегетативных и генеративных веточек, развивающихся из зимующих почек, составляет 35—90 см. Но длина годичных побегов, развивающихся из спящих почек, может достигать 1—1.5 м. Побеги разного происхождения различаются по своим физиологическим и морфологическим признакам. Развивающиеся из обычных почек возобновления, как правило, более тонкие, прямые прутьевидные или хлыстовидные, с несколько отклоненной верхушкой, их базальные части сохраняются несколько сезонов. Порослевые и ассимиляционные побеги, развивающиеся из спящих почек, расположенных на стволовых участках и крупных ветвях, как правило, более толстые, бичевидные, поперек растрескивающиеся на сгибах, быстро отмирающие.

Максимальные приросты осевых побегов по диаметру (0.4—0.6 см) наблюдаются в первый и второй год их жизни, в дальнейшем они в несколько раз снижаются и у взрослых растений составляют доли миллиметра. В связи с этим древесина секуринеги характеризуется чрезвычайно высокой твердостью.

На островах морского заповедника секуринега представлена растениями с разными типами развития осевых структур. В относительно благоприятных эдафических и микроклиматических условиях (закрытые пологие участки склонов террас, конусы выноса) обычны растения, имеющие форму низкорослого сильно ветвистого деревца 1.7—3.5 м выс., с короткой, но всегда хорошо выраженной главной осью до 80 см дл. и 3.5—8.5 см диам., сформированной системой первичного побега и ее первыми приростами, 2—3 широко распростертыми в стороны основными скелетными ветвями (простыми или разветвленными), несущими 3—6 (9)-ярусную прямую или несколько наклоненную крону, образованную нижними участками периферических осевых побегов, второстепенными ростовыми побегами и прутьевидными и хлыстовидными годичными веточками. Основных стволов (разного порядка) у таких растений может быть 1—3 (рис. 5, 6). На каменистых осыпях и открытых скалистых обрывах преобладают растения с более выраженным кустовидным габитусом. Главная ось у них обычно отсутствует, более или менее одинаковые по диаметру стволики в числе 2—5 (8) отрастают либо от базальной части материнского побега, либо (при его раннем отмирании) из спящих почек в его основании или в основании одного из первичных симподиальных побегов. Они достигают высоты 0.7—1.8 м и 2.5—5.5 см в диам., каждый несет собственную крону, разветвленную 2—4-ярусную или редуцированную пучковидную (рис. 7).

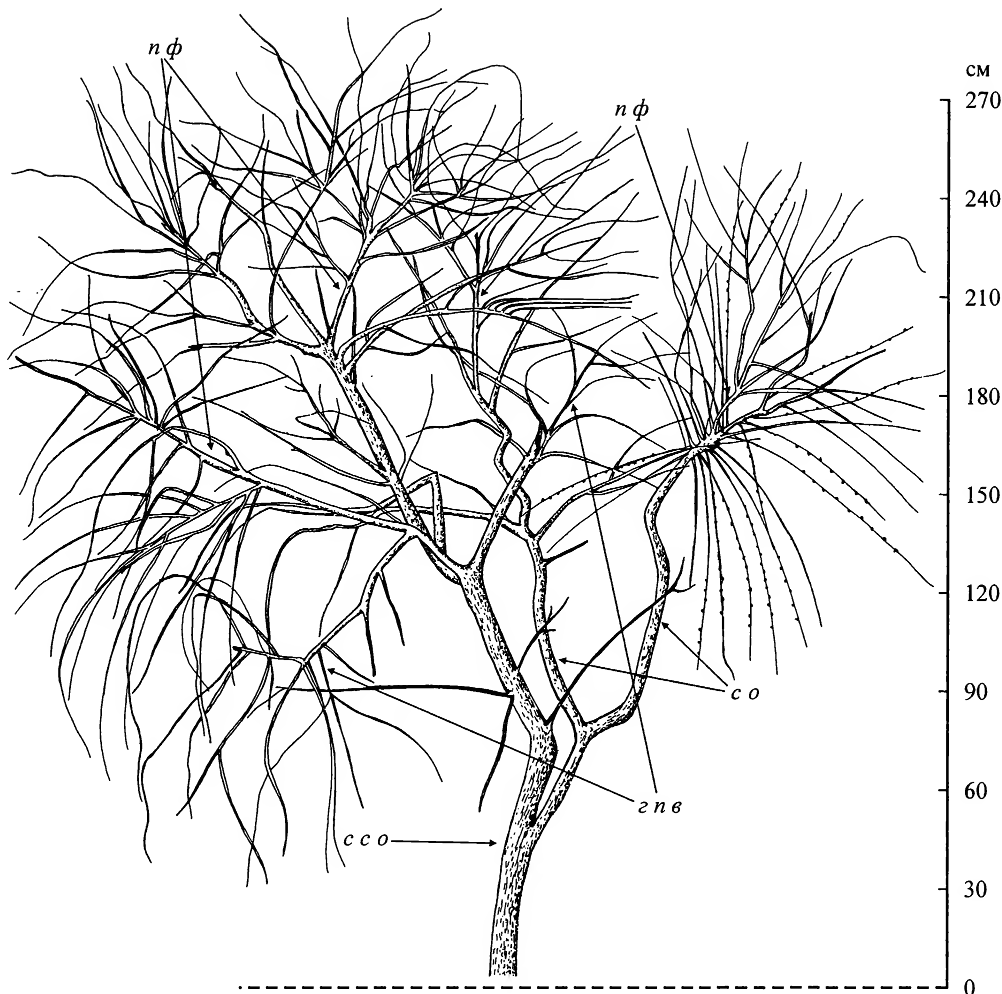


Рис. 5. Растение *Securinega suffruticosa* 45—50 лет (q_2) деревцевидной формы.

со — скелетные оси, *с с о* — составные скелетные оси (стволики). Остальные обозначения те же, что и на рис. 1, 3—4.

В наиболее неблагоприятных условиях многолетние части побегов нарастают очень медленно, годичный прирост может составлять всего несколько сантиметров. Встречаются различные переходные варианты между типично «кустовидной» и «деревцевидной» формами.

В связи с особенностями роста и развития определенную сложность представляют выделение у данного вида онтогенетических состояний и установление продолжительности отдельных периодов. В наших условиях возрастные этапы достаточно четко прослеживаются только в группе прегенеративных особей. Так, фаза проростков продолжается от 10 до 15 дней, ювенильных растений — около 14 дней, имматурных (от момента появления листьев полувзрослого типа (типичной формы, но более мелких, и с меньшим числом жилок, чем у взрослых растений) до начала ветвления и одревеснения первичного побега) — 30—40 дней. На этом этапе развитие сеянцев в первый год жизни, как правило, заканчивается. В следующем сезоне они начинают ветвиться, образуя побеги 2 типов: скелетные побеги 2-го по-

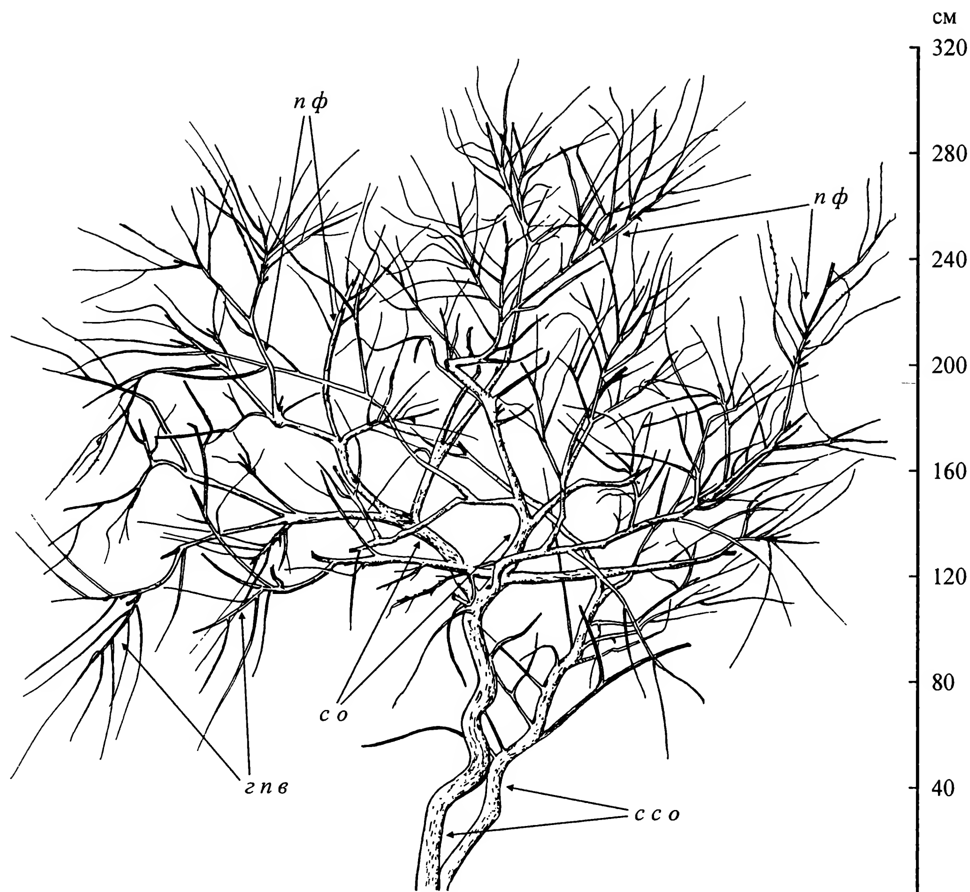


Рис. 6. Растение *Securinega suffruticosa* 55—65 лет (q_3) деревцевидной формы. Обозначения те же, что и на рис. 1, 3—5.

рядка и отходящие от них боковые веточки. Такие растения можно отнести к виргинильным особям. Однако такое определение достаточно условно. В связи с ранним физиологическим созреванием и возможностью размножения уже в год посева (или в следующем сезоне) разделение взрослых вегетативных и генеративных особей у секуринеги может идти только по факту образования репродуктивных органов. На островах заповедника растения в течение первых 3—5 (7) лет наращивают вегетативную массу и лишь затем формируют генеративные побеги. Поэтому взрослые вегетативные и молодые генеративные особи вне периода размножения практически не имеют внешних различий. Обычно это кустовидные или одноосные растения 8—15 лет до 120 см выс. с короткой главной осью, несколькими короткими скелетными побегами 2—4-го порядков ветвления и многочисленными косо-ортотропными прутьевидными ростовыми, генеративными и ассимиляционными веточками, образующими недифференцированную обратноконусовидную крону (рис. 8).

К 15—20 годам у растений полностью оголяется нижняя часть стволика и нижние скелетные ветки. Развивается корка, покрывающая треть основной оси. Формируется хорошо выраженная крона (редуцированная пучковидная у угнетенных

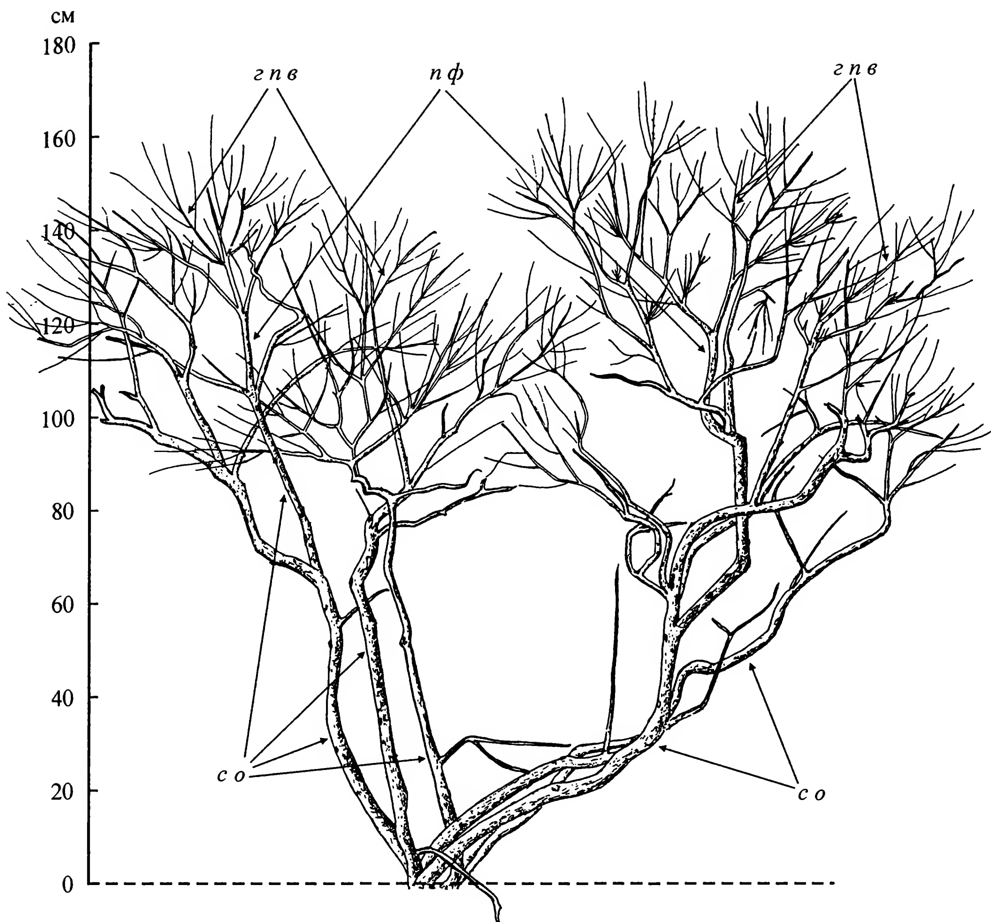


Рис. 7. Растение *Securinega suffruticosa* 30—35 лет (q_2) кустовидной формы.
Обозначения те же, что и на рис. 1, 3—5.

особей или более сложная 3—6-ярусная у сильнорослых), и они переходят в следующий возрастной этап — среднегенеративных особей.

В дальнейшем у тех растений, которые находятся в наиболее жестких условиях среды, к 25—30 годам приросты осевых структур в длину и по диаметру практически прекращаются, скелетные оси начинают усыхать, наблюдается усиленное развитие спящих почек в основании базальных частей побегов. В кроне отрастают слабые ростовые и единичные годичные генеративные и ассимиляционные веточки. Дифференцированной вторичной кроны не образуется. В целом репродуктивная активность таких растений длится 15—20 лет, общая продолжительность жизни составляет 25—35 лет.

Растения, развивающиеся в относительно благоприятных условиях, сохраняют способность к приросту осевых структур более длительное время. Это, как правило, деревцевидные особи с несколькими скелетными ветвями и хорошо развитой кроной. Они могут достигать состояния старых генеративных особей и доживать до 65—85, может быть более, лет. Такие растения отмечены на о-ве Фуругельма в полосе птичьих базаров. Стареющие особи этой жизненной формы характери-

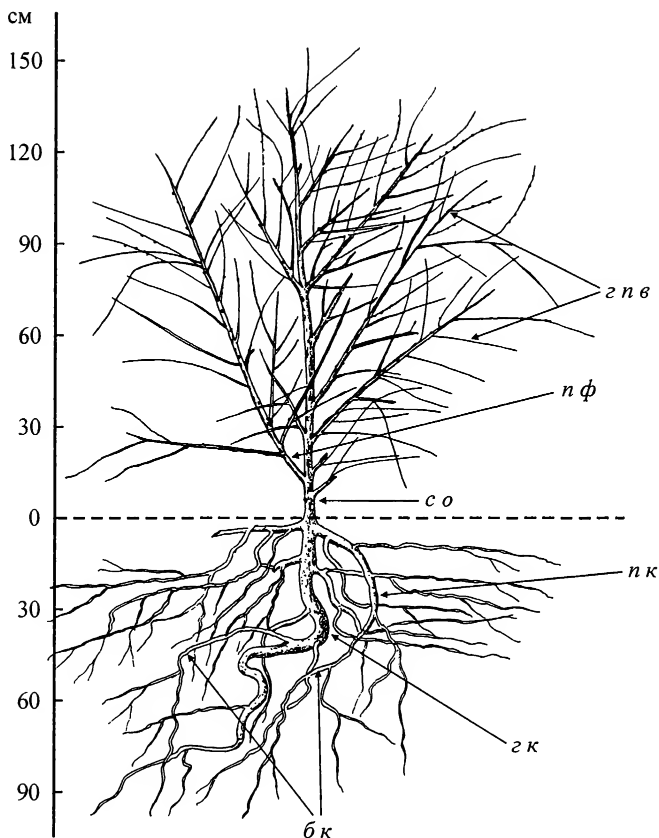


Рис. 8. Растение *Securinega suffruticosa* 17 лет (q_1) деревцевидной формы.
Обозначения те же, что и на рис. 1, 3—5.

зуются менее мощной в сравнении с основной вторичной кроной, растрескивающейся коркой, покрывающей всю стволовую часть, активным усыханием скелетных ветвей, многочисленными хлыстовидными и бичевидными годичными побегами, образовавшимися из спящих почек базальных частей побегов разных порядков (рис. 6).

Особей, находящихся в сенильном состоянии, мы не наблюдали. Периодическое плодоношение отмечается даже у растений с полностью отмершими скелетными частями кроны и отслоившейся корой. По-видимому, в наших условиях секуринега отмирает либо в средневозрастном, либо в старом генеративном состояниях в зависимости от уровня жизненности растений и условий местообитания. Такой онтогенез называют «не вполне завершенным» (Чистякова и др., 1989).

Обращают на себя внимание следующие особенности биологии *Securinega suffruticosa*: 1) ранняя потеря материнской осью лидерного роста и функционирование ее базальной части в течение всей жизни особей, ранний переход к симподиальному нарастанию; 2) отсутствие последовательной смены скелетных осей 1—3-го порядков, продолжительность жизни их базальных участков практически равна продолжительности жизни материнского побега; 3) сохранение системы главного корня и развитие корневой системы по стержнекорневому типу; 4) отсутствие ветвящихся подземных стеблей и способности к вегетативному размножению; 5) мно-

говариантность морфогенеза осевых структур, связанная с условиями произрастания («кустовидная» и «деревцевидная» формы); 6) ускоренное развитие на ранних этапах онтогенза и быстрый переход в генеративное состояние; 7) длительное нахождение в средневозрастном и старом генеративном состояниях; 8) первичная (травянистая) структура верхушек годичных побегов и деревянистая структура их базальных частей и обусловленный этими свойствами составной характер основных и второстепенных скелетных осей; 9) раннее опробковение осевых побегов; 10) длительная вегетация растений, которая продолжается около 6 мес, но на юге Приморья прерывается наступлением заморозков.

Совокупность признаков вегетативной сферы подчеркивает своеобразие жизненной формы секуринеги, имеющей промежуточный характер между полукустарниками, кустарниками и деревьями. Сходство с полукустарниками определяет отсутствие склеренхимы в коре верхушек годичных побегов и отмирание значительной их части к началу следующего сезона, сходство с кустарниками — наличие нескольких (1—2—5) одновременно растущих многолетних стволиков (обычно разных порядков, но не отличающихся резко по возрасту) до 3.5 м выс., возникших из спящих почек базальной части материнского побега. Сохранение системы первичного побега, бóльшая длительность жизни стволов (до 65 и более лет), отсутствие вегетативного размножения, небольшое количество осей сближают секуринегу полукустарниковую с древесными растениями. Подобные жизненные формы в последнее время объединяют в сборную, разнородную группу полудревесных растений (Жмылев и др., 1993, 2002).

Следует отметить, что отмирание значительной части годичных побегов и двух-трехлетних ветвей и вследствие этого слабое развитие скелетных осей и кроны наблюдаются у растений секуринеги преимущественно в северной части ареала (Воробьев, 1968). Чем суровее климатические условия, тем короче остающаяся многолетняя часть, тем большее значение в онтогенезе растений имеют спящие почки. На юге Приморского края длина отмирающей части годичных побегов составляет 1/3—1/2. Ранний переход к симподиальному нарастанию при достаточно развитых (одревесневших) базальных участках побегов с большим количеством спящих почек и почек возобновления приводит к формированию деревцевидных растений с сильно разветвленной кроной. Доля отмирающей части побегов у таких растений в сравнении с многолетней, остающейся, очень невелика. Чтобы правильно оценить влияние отрицательных температур на развитие побеговых систем у секуринеги полукустарниковой, требуется провести исследования на всем ее природном ареале.

Особенности роста, раннее развитие перидермы и пробки в побегах нарастания, существенное значение спящих почек в онтогенезе позволяют секуринеге выживать в крайних климатических условиях и иметь столь широкое распространение.

Фитоценотические особенности и возрастная структура ценопопуляций

Из литературных данных следует, что максимальную ценотическую активность на северном пределе своего распространения секуринега полукустарниковая проявляет в западной и южной частях Приморского края (Куренцова, 1962; Урусов, 1978; Прокопенко, 2001). Здесь она встречается в составе растительных сообществ, предпочитающих наиболее сухие и хорошо освещенные местообитания: гребни и крутые каменистые склоны сопок, скалы, песчано-галечные отложения по берегам рек, открытые морские террасы. Секуринега отмечена в можжевелово-дубо-

вых (*Quercus mongolica* + *Juniperus rigida*), можжевелово-сосновых (*Pinus densiflora* + *Juniperus rigida*) и можжевелово-кедровых (*Pinus koraiensis* + *J. rigida*) разреженных лесах; в лесостепных комплексах с абрикосами (*Armeniaca sibirica* + *Ulmus macrocarpa* + «степняки») и (*Armeniaca mandshurica* + *Quercus mongolica* + *Ulmus macrocarpa* + дубравные ксеромезофиты); в порослевых древесно-кустарниковых сообщества пирогенного происхождения (*Quercus mongolica* + *Fraxinus rhynchophylla* + *Rhamnus davurica* + *Lespedeza bicolor*); в дубовых леспедецевых лесах (*Quercus mongolica* + *Lespedeza bicolor*); в остепненных прибрежно-морских группировках с участием (или без участия) можжевельников (*Thymus semiglaber* + *Artemisia gmelinii* + *Festuca ovina* + *Juniperus davurica* + *J. rigida*).

В сложении фитоценозов секуринега, как правило, играет подчиненную роль в связи с высокой требовательностью к режиму освещения. Исключение составляют ее монодоминантные заросли на открытых береговых террасах р. Суйфун (Комаров, 1950) и лесостепные комплексы на Суйфуно-Ханкайской равнине и в Прихинганье, в которых она нередко содоминирует с абрикосами и ильмом (Куренцова, 1962; Пешкова, 1972).

В Дальневосточном государственном морском заповеднике секуринега полукустарниковая известна на островах Большой Пелис, Матвеева и Фуругельма в единичных местообитаниях, приуроченных к восточным, южным и западным склонам морских террас. Популяции ее узколокальные, занимают небольшую площадь от 50 до 1000 $м^2$. Характер местообитаний носит преимущественно пионерный характер. Это скалистые обрывы, щебнисто-глинистые осыпи или узкие кулуары, заполненные щебнем и мелкими валунами. Лишь на о-ве Фуругельма часть растений размещается на пологой морской террасе в полосе птичьего базара и укореняется в рыхлой смеси кварцевого песка и гуано. Фитоценозы с участием секуринеги включают до 60 видов трав, деревьев, кустарников и лиан. На скалистых склонах и осыпях она произрастает в составе прибрежно-морских сообществ с доминированием овсяницы (*Festuca ovina* L.), полыней (*Artemisia japonica* Thunb., *A. littoricola* Kitam., *A. mandshurica* (Kom.) Kom.) и петрофитного разнотравья (*Thymus semiglaber* Klok., *Sedum litorale* Kom., *Trifolium gordejevii* (Kom.) N. S. Pavlova, *Orostachys iwarenge* (Makino) Hara, *Allium condensatum* Turcz., *A. senescens* L. и др.), а на конусах выноса из узких распадков и на выположенных участках террас — в порослевых древесно-кустарниковых группировках с *Malus mandshurica* (Maxim.) Kom., *Fraxinus rhynchophylla* Hance, *Berberis amurensis* Rupr., *Lespedeza bicolor* Turcz., *Sambucus williamsii* Hance, *Artemisia gmelinii* Web., *Celastrus flagellaris* Rupr, *Vitis amurensis* Rupr.

Характерно неравномерное распределение растений секуринеги. Обычно они размещаются группами из нескольких десятков близких по возрасту особей, иногда образуют сплошные заросли. Возрастной состав и общая численность популяций на разных островах значительно варьируют и зависят прежде всего от характера местообитаний и наличия свободных, подходящих для поселения участков. В меньшей степени они зависят от репродуктивной активности растений, так как секуринега в наших условиях характеризуется регулярным семяношением и высокой урожайностью семян.

В ценопопуляциях, развивающихся на относительно свежих (20—25 лет) осыпях, обычно доминируют g_1-особи. Их численность доходит до 80 %. Оставшаяся доля примерно поровну приходится на средневозрастные генеративные растения невысокой жизненности и виргинильные растения. Это наиболее широко распространенные на островах заповедника ценотические популяции. Они же являются и самыми «густонаселенными», включают до 350 экз. растений, преимущественно

кустовидной формы. Иногда заросли секуринеги сплошь покрывают осыпь, начиная от кромки обрыва и заканчивая зоной заплеска на берегу.

Ценопопуляции, расположенные на пологих морских террасах в полосе птичьих базаров, единичны. Как правило, они неполночленные, представлены деревцевидными средневозрастными и старыми генеративными особями высокого уровня жизненности. Общая численность растений в них невелика, составляет от 50 до 100 особей.

Полночленные, относительно сбалансированные ценопопуляции, включающие все возрастные группы, отмечены только на открытых гранитных обрывах на о-ве Фуругельма. Растения здесь размещаются небольшими группами или одиночно на узких полочках и в трещинах скал, заполненных дресвой и гумусированным песком. Их численность колеблется от 30 до 70 особей на 50 м^2. Ценопопуляции представлены растениями кустовидной формы.

Соотношение женских и мужских особей в разных типах местообитаний относительно пропорциональное, с небольшим преобладанием мужских экземпляров (на некоторых учетных площадках — 10 : 14; 7 : 9; 20 : 22; 45 : 51 соответственно). В конце июля—начале августа в ценопопуляциях всех типов в массе появляются проростки и ювенильные растения, в августе и сентябре — имматурные. Подрост встречается только вблизи женских растений. В благоприятные по метеоусловиям годы численность растений прегенеративных групп резко возрастает и может достигать 35—40 % от всего состава. К началу следующего сезона сохраняются лишь отдельные экземпляры молодых особей.

Полученные данные свидетельствуют о благоприятных в целом условиях для развития природных популяций секуринеги полукустарниковой на островах морского заповедника. Она образует ценопопуляции нормального типа, характеризуется стабильным плодоношением, имеет высокий уровень жизненности. Распространение секуринеги лимитируется высокой уязвимостью подроста на начальных этапах развития. Определяющее влияние на выживаемость молодых растений оказывают условия зимнего периода и режим освещения.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абдурахманов А. А., Ходжаев К. Х. Интродукция секуринеги полукустарниковой в условиях Ботанического сада АН УзССР // Интродукция и акклиматизация растений. Ташкент, 1977. Вып. 14. С. 7—11.

Байков К. С. Семейство *Euphorbiaceae* — Молочайные // Флора Сибири. Новосибирск, 1996. Т. 10. С. 38—58.

Безделева Т. Г. Сем. Молочайные — *Euphorbiaceae* Yuss. // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. СПб., 1991. Т. 5. С. 171—181.

Березнеговская Л. Н., Трофимова Н. А. Опыт выращивания секуринеги полукустарниковой в стерильных условиях // Физиология растений. 1965. Т. 12. Вып. 4. С. 708—713.

Воробьев Д. П. Дикорастущие деревья и кустарники Дальнего Востока. Л., 1968. 277 с.

Дерий И. Г. Интродукция секуринеги на Украине // Бюл. Гл. бот. сада. 1964. Вып. 53. С. 10—17.

Диагнозы и ключи возрастных состояний лесных растений. Деревья и кустарники: методические разработки для студентов биологических специальностей / Под ред. О. В. Смирновой. М., 1989. Ч. I. 102 л.

Дикорастущие полезные растения России. СПб., 2001. 663 с.

Дулепова Б. И. Кустарниково-степные сообщества Восточного Забайкалья // Флора, растительность и растительные ресурсы Забайкалья: Матер. Междунар. науч.-практ. конф. Чита, 2000а. Т. 1. С. 67—70.

Дулепова Б. И. Зеленая аптека Забайкалья // Уч. пособие. Чита. 2000б. 100 с.

Жмылев П. Ю., Алексеев Ю. Е., Карпухина Е. А. Основные понятия современной морфологии растений // Уч. пособие. М., 1993. 149 с.

Жмылев П. Ю., Алексеев Ю. Е., Карпухина Е. А., Баландин С. А. Биоморфология растений: иллюстрированный словарь // Уч. пособие. М., 2002. 240 с.

Замятнин Б. Н. Секуринега — *Securinega* Comm. // Деревья и кустарники СССР. М.; Л., 1958. Т. 4. С. 271—273.

Заугольнова Л. Б. Возрастные этапы в онтогенезе ясеня обыкновенного (*Fraxinus excelsior* L.) // Вопросы морфогенеза цветковых растений и строения их популяций. М., 1968. С. 81—102.

Комаров В. Л. Избранные сочинения // Флора Маньчжурии. М.; Л., 1950. Т. 4. Ч. II. 768 с.

Комарова Т. А. Развитие и продуктивность актинидии коломикта (*Actinidia kolomikta* Maxim.) в Южном Сихотэ-Алине // Биоморфология растений Дальнего Востока. Владивосток, 1983. С. 122—131.

Комарова Т. А. Развитие и продуктивность травянистых и кустарниковых ценопопуляций (леса Южного Сихотэ-Алиня). Владивосток, 1992. 184 с.

Комарова Т. А. Возрастное развитие кустарниковых лиан *Schisandra chinensis* (*Schisandraceae*) и *Actinidia kolomikta* (*Actinidiaceae*) // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 9. С. 42—52.

Куренцова Г. Э. Растительность Приханкайской равнины и окружающих предгорий. М.; Л., 1962. 140 с.

Мазуренко М. Т. Рододендроны Дальнего Востока. М., 1980. 232 с.

Мазуренко М. Т., Хохряков А. П. Структура и морфогенез кустарников. М., 1977. 160 с.

Муравьева В. И., Баньковский А. И. Химическое изучение алкалоидов секуринеги полукустарниковой *Securinega suffruticosa* (Pall.) Rehd. // Докл. АН СССР. 1956. Т. 110. № 6. С. 998—1000.

Муравьева В. И., Кузовков Н. Д. К изучению алкалоидов секуринеги полукустарниковой // Журн. общ. химии. 1963. Т. 23. № 2. С. 693—694.

Нечаева Н. Т., Василевская В. К., Антонова К. Г. Жизненные формы растений пустыни Каракумы. М., 1973. 244 с.

Пешкова Г. А. Степная флора Байкальской Сибири. М., 1972. 208 с.

Прокопенко С. В. Особенности флористического состава прибрежно-морских остепненных сообществ с участием можжевельников в южном Приморье // Исследование и конструирование ландшафтов Дальнего Востока и Сибири. Владивосток, 2001. Вып. 5. С. 111—133.

Растительные ресурсы СССР; цветковые растения, их химический состав, использование. Л., 1985. 336 с.

Ротов Р. А. Биолого-морфологические особенности многолетних пустынных растений (в природе и опыте интродукции). М., 1969. 104 с.

Серебряков И. Г. Экологическая морфология растений. М., 1962. 379 с.

Серебряков И. Г., Доманская Н. П., Родман Л. С. О морфогенезе жизненной формы кустарника на примере орешника // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1954. Т. 49. Вып. 2. С. 57—70.

Слепян Л. И. К познанию морфологии и анатомии секуринеги полукустарниковой *Securinega suffruticosa* (Pall.) Rehd. — *Euphorbiaceae* // Тр. Ленингр. хим.-фарм. ин-та. Вопросы фармакогнозии. 1964. Вып. XVII. Ч. 2. С. 143—166.

Смирнова Г. К. Диагностические признаки сырья нового лекарственного растения — секуринеги полукустарниковой *Securinega suffruticosa* (Pall.) Rehd. // Аптечное дело. 1961. Т. 10. № 4. С. 32—38.

Трофимова Н. А. Некоторые особенности зимостойкости секуринеги полукустарниковой // Физиология растений. 1966а. Т. 13. Вып. 2. С. 307—311.

Трофимова Н. А. Опыт изучения культуры секуринеги полукустарниковой в условиях Западной Сибири и некоторые вопросы биогенеза алкалоидов в ней: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Томск, 1966б. 16 с.

Турова А. Д., Алешкина Я. А. К фармакологии нового алкалоида секуринина // Фармакология и токсикология. 1956. № 4. С. 11—17.

Турова А. Д., Сапожникова Э. Н. Лекарственные растения СССР и их применение. М., 1983. 288 с.

Урусов В. М. Ценотическая роль и пути сохранения можжевельников и других хвойных кустарников Приморья // Редкие и исчезающие древесные растения юга Приморья. Владивосток, 1978. С. 73—99.

Чистякова А. А. О жизненной форме и вегетативном размножении липы сердцевидной // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1978. Т. 83. Вып. 2. С. 129—137.

Чистякова А. А. Большой жизненный цикл *Tilia cordata* Mill. // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1979. Т. 84. Вып. 1. С. 85—98.

Чистякова А. А. Поливариантность онтогенеза и типы поведения деревьев широколиственных лесов // Популяционная экология растений. М., 1987. С. 39—43.

Чистякова А. А., Заугольнова Л. Б., Полтинкина И. В., Кутьина И. С., Лащинский Н. Н. Диагнозы и ключи возрастных состояний лесных растений // Деревья и кустарники: методические разработки для студентов биологических специальностей / Под ред. О. В. Смирновой. М., 1989. Ч. I. 102 с.

Шретер А. И. Секуринега (*Securinega*) — новое лекарственное растение отечественной флоры // Бот. журн. 1957. Т. 42. № 6. С. 925—928.

Шретер А. И., Шретер Г. К. О распространении в СССР секуринеги полукустарниковой — *Securinega suffruticosa* (Pall.) Rehd. // Тр. Ленингр. хим.-фарм. ин-та. Вопросы фармакогнозии. 1968. Т. 26. Вып. 5. С. 69—74.

Hsieh Chang-fu. Securinega Juss. // Flora of Taiwan. Taipei, 1977. Vol. 3. P. 496—498.

Kitagawa M. Neo-Lineamenta Florae Manshuricae // Flora et vegetatio mundi. Vaduz, 1979. Vol. 4. 715 p.

Li Pingtao, Grady L. Webster. Flueggea Willd // Flora of China. Vol. 11/htt://flora.huh.harvard.edu/china/mss/data.htm.

Ohwi J. Flora of Japan. Washington, 1965. 1065 p.

Pax F., Hoffman K. Euphorbiaceae // A. Engler u. K. Prantl. Die natürlichen Pflanzenfamilien. Zweite Aufl. Leipzig, 1931. Bd 19. S. 11—233.

Tutin T. G. Securinega Commerson // Flora Europaea. Cambridge, 1968. Vol. 2. P. 211.

SUMMARY

Securinega suffruticosa (Pall.) Rehd. is a component of maritime associations in the islands of the Far East Marine Reserve (Petra Velikogo Bay, the Sea of Japan). The coenopopulations consist of individuals of age groups as follows: seeds, juvenile, immature, virginal, generative plants. *Securinega suffruticosa* forms the following life-forms in the islands: small trees, shrubs, semi-shrubs. The structure and ontogenesis of vegetative organs are investigated in detail.

УДК 502.75 Бот. журн., 2006 г., т. 91, № 2

© О. Варол, Р. Маммадов

НЕКОТОРЫЕ ГЕОФИТЫ ВИЛАЙЕТА МУУЛА (ЮГО-ЗАПАДНАЯ ТУРЦИЯ) И ПРЕДЛОЖЕНИЯ ПО ИХ ОХРАНЕ

O. VAROL, R. MAMMADOV. SOME GEOPHYTES OF MUĞLA VILAYET (SW TURKEY) AND PROPOSALSON THEIR CONSERVATION

Department of Botany, Science and Art Faculty, Muğla University
Muğla, Turkey
E-mail: rmammad@yahoo.com
Поступила 20.01.2005

В вилайете Муула выявлено 140 видов геофитов из 40 родов и 6 семейств (*Amaryllidaceae*, *Araceae*, *Iridaceae*, *Liliaceae*, *Orchidaceae* и *Primulaceae*), в том числе 18 видов, которые ранее не указывались для Муулы, 22 вида, включенных в Красную Книгу Турции и 21 эндемичный вид. Геофиты Муулы распространены в Термо-Средиземноморском (0—700 м над ур. м.), Суб-Средиземноморском (700—1300 м) и Горно-Средиземноморском (1300—2023 м) поясах. Луковицы, клубнелуковицы и корневища геофитов в течение многих веков интенсивно эксплуатировались и широко используются сейчас. Из-за действия антропогенных факторов ареалы и популяции этих видов сократились. Изучено 48 видов, наиболее важных в научном и хозяйственном отношениях, из которых 25 видов, включая 15 эндемичных, нуждаются в охране.
Ключевые слова: геофиты, эндемики, фитогеография, Средиземноморье, Турция, Муула.

В комплексе проблем сохранения природной среды охране растительного мира принадлежит особая роль. Практическое решение всех задач охраны природы прямо или косвенно связано с охраной ее важнейшего звена — растительного мира или фитосферы.

Среди цветковых растений геофиты занимают особое место; к этой группе относятся луковичные, клубнелуковичные и корневищные растения, которые в течение 3—6 месяцев неблагоприятного периода находятся в покоящемся состоянии

(Федченко, 1906; Gribb, 1976; Ибадов, Абдуллаева, 1983; Сикура, 1983; Ibadli, 2002; Mammadov, Sahranç, 2003).

На территории Турции распространено 500 видов геофитов. Среди местных геофитов есть важные декоративные, лекарственные и пищевые растения. Изучение геофитов как лекарственных и декоративных растений началось в Турции в XV в. (Ekim et al., 1991; Varol, Kaya, 2002). В современной «Flora of Turkey...» (Davis, 1974, 1978, 1984) геофиты описаны в I (многие виды родов *Anemone*, *Eranthis*, *Corydalis*), VI (виды сем. *Primulaceae*) и VIII (виды семейств *Amaryllidaceae*, *Araceae*, *Iridaceae*, *Liliaceae* и *Orchidaceae*) томах.

Мы исследовали видовой состав, распространение и состояние популяций геофитов в вилайете Муула (Muğla), который находится на юго-западе Турции в пределах Средиземноморской ботанико-географической области. Площадь вилайета Муула — 13 338 кв. км. В системе регистрации распространения растений Турции по квадратам географической сетки («grid system»), которую предложил P. H. Davis и которая использована во «Флоре Турции» и последующих публикациях по флоре страны, Муула находится в квадратах C1 и C2 (рис. 1).

Геофиты Муулы распространены в Термо-Средиземноморском или собственно Средиземноморском (0—700 м над ур. м.), Суб-Средиземноморском (700—1300 м) и Горно-Средиземноморском (1300—2023 м) поясах. В первом из них найдены виды из родов *Narcissus* L., *Iris* L., *Ophrys* L., *Serapias* L. и *Gladiolus* L. Виды *Sternbergia* L., *Spiranthes* L. C. M. Richard, *Allium* L. и *Fritillaria* L. растут в Термо-Средиземноморском и Суб-Средиземноморском поясах, виды *Crocus* L. и *Cephalanthera* L. M. C. Richard — в Суб-Средиземноморском поясе, виды *Platanthera* L. C. M. Richard — в Горно-Средиземноморском поясе, виды *Cyclamen* L., *Colchicum* L., *Gagea* Salisb., *Merendera* Ram., *Muscari* Mill., *Ornithogalum* L., *Tulipa* L. и *Orchis* L. распространены во всех трех поясах. Меньшая часть геофитов растет на низменности (до 150 м над ур. м.), где встречаются более засухоустойчивые и менее требовательные к почвам виды из родов *Gynandriris* Parl., *Asparagus* L., *Asphodelus* L. и *Ruscus* L. Большинство популяций геофитов в районе приурочено к лесам и лугам, тогда как на пашнях, выгонах и пастбищах их количество на единицу площади сильно сократилось, а некоторые виды оказались полностью под угрозой исчезновения.

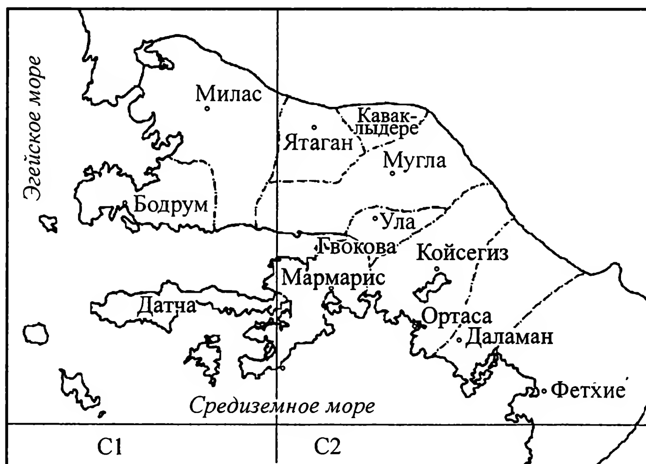


Рис. 1. Географическая карта изучаемой территории.

Из числа видов геофитов, произрастающих в Мууле, некоторые эндемичные, редкие и исчезающие виды включены в Красную Книгу Турции (Ekim et al., 2000). Поэтому их изучение имеет большое значение как для народного хозяйства, так и для сохранения генофонда наиболее ценных видов. В настоящее время многие виды геофитов на территории вилайета Муула находятся на грани исчезновения в результате интенсивного развития сельского хозяйства, роста населенных пунктов и расширения туризма (в районах Фетхие, Мармарис, Бодрум, Дальян, Даламан и Датча). Луковицы, клубнелуковицы и корневища многих геофитов собираются многими торговыми фирмами и продаются в Европу. Действия этих фирм нередко никак не контролируются. Корневища орхидных широко используются для приготовления напитка «салеп», причем для получения 1 кг сухих корневищ надо выкопать 4348 растений. Поэтому изучение фитогеографических особенностей и разработка мер по их охране являются важными и актуальными.

По литературным источникам (Davis, 1974, 1978, 1984; Tutin et al., 1980) и по сборам, хранящимся в гербариях старых турецких университетов (ISTE, GAZI, ANK), составлены списки видов геофитов, ранее найденных на территории вилайета Муула. Для изучения современного состояния и распространения геофитов в течение 2000—2003 гг. (осенью, весной и летом) проводилось обследование всей территории района Муула с учетом встречающихся видов и их обилия. В результате выявлено 140 видов и подвидов из 40 родов и 6 семейств (*Amaryllidaceae*, *Araceae*, *Iridaceae*, *Liliaceae*, *Orchidaceae* и *Primulaceae*). Собранный гербарный материал хранится в Университете Муулы. Ниже геофиты Муулы перечислены по семействам, а роды в пределах семейств и виды в пределах родов — в алфавитном порядке; названия растений даны в соответствии с «Flora of Turkey».

Amaryllidaceae: *Galanthus gracilis* Čelak., *Narcissus assoanus* Dufour × *N. tazetta* L., *N. serotinus* L., *N. tazetta* L., *Sternbergia candida* Mathew et Baytop, *S. clusiana* (Ker-Gawl.) Ker-Gawl. ex Spreng., *S. fischeriana* (Herbert) Rupr., *S. lutea* (L.) Ker-Gawl. ex Spreng.

Araceae: *Arisarum vulgare* Targ-Tozz., *Dracunculus vulgaris* Schott.

Iridaceae: *Crocus biflorus* Mill. subsp. *isauricus* (Siehe ex Bowles) Mathew, *C. biflorus* subsp. *nubigena* (Herbert) Mathew, *C. cancellatus* Herbert subsp. *lycius* Mathew, *C. cancellatus* subsp. *mazziaricus* (Herbert) Mathew, *C. chrysanthus* (Herbert) Herbert, *C. fleischeri* Gay, *C. pallasii* Goldb., *Gladiolus illiricus* W. Koch, *G. italicus* Mill., *G. micranthus* Stapf, *Gynandriris sisyrinchium* (L.) Parl., *Iris albicans* Lange, *I. germanica* L., *I. unguicularis* Poir., *I. suaveolens* Boiss. et Reuter, *I. xanthospuria* Mathew et Baytop, *Romulea columnae* Seb. et Mauri, *R. ramiflora* Ten.

Liliaceae: *Allium amethystinum* Tausch, *A. ampeloprasum* L., *A. callimischon* Link subsp. *haemostictum* Stearn, *A. deciduum* N. Özhatay et Kollmann, *A. flavum* L., *A. guttatum* Steven, *A. hirtovaginum* Cand., *A. junceum* Sm., *A. neopolitanum* Cyr., *A. paniculatum* L., *A. pilosum* L., *A. orientale* L., *A. scorodoprasum* L. subsp. *rotundum* (L.) Stearn, *A. sipyleum* Boiss., *A. sphaerocephalon* L., *Asparagus acutifolius* L., *Asphodelus aestivum* Brot., *Chionodoxa forbesii* Baker, *Colchicum balansae* Planch., *C. lingulatum* Boiss. et Sprunner, *C. triphyllum* G. Kunze, *C. trodii* Kotschy, *C. variegatum* L., *Fritillaria acmopetala* Boiss., *F. bithynica* Baker, *F. carica* Rix, *F. sibthorpiana* (Sm.) Baker, *Gagea bithynica* Pascher, *G. bohemica* (Zauschn.) Schultes et Schultes fil., *G. fibrosa* (Desf.) Schultes et Schultes fil., *G. glacialis* K. Koch, *G. graeca* (L.) Ter-

racc., *G. juliae* Pascher, *G. peduncularis* (J. et C. Presl) Pascher, *G. villosa* (M. Bieb.) Duby, *Hyacinthus orientalis* L., *Lilium candidum* L., *Merendera attica*, *M. figlalii* Varol (новый вид, намеченный к публикации), *M. trigyna* (Steven ex Adam) Stapf, *Muscari armeniacum* Leichtlin ex Baker, *M. bourgaei* Baker, *M. comosum* (L.) Mill., *M. macrocarpum* Sweet, *M. neglectum* Guss., *M. parviflorum* Desf., *Ornithogalum alpigenum* Stapf, *O. armeniacum* Baker, *O. mekselinae* Varol (описание этого нового вида находится в печати), *O. montanum* Cyr., *O. narbonense* L., *O. nivale* Boiss., *O. nutans* L., *O. oligophyllum* E. D. Clarke, *O. sigmoideum* Freyn et Sint., *O. sphaerocarpum* Kerner, *O. umbellatum* L., *Ruscus aculeatus* L. var. *angustifolius* Boiss., *Scilla autumnalis* L., *S. bifolia* L., *Tulipa agenensis* DC., *T. orphanidea* Boiss. et Heldr., *T. sylvestris* L., *Urginea maritima* (L.) Baker.

Orchidaceae: *Anacamptis pyramidalis* (L.) L. C. M. Richard, *Aceras anthropophorum* (L.) Aiton, *Barlia robertiana* (Loisel.) Greuter, *Cephalanthera epipactioides* Fisch. et C. A. Mey., *C. longifolia* (L.) Fritsch, *C. rubra* (L.) L. C. M. Richard, *Comperia comperiana* (Steven) Aschers. et Graebn., *Dactylorhiza romana* (Seb.) Soó, *Limodorum abortivum* (L.) Schwarz, *Neotinea maculata* (Desf.) Stearn, *Ophrys apifera* Hudson, *O. argolica* Fleischm, *O. fusca* Link, *O. holosericea* (Burm. fil.) Greuter subsp. *candica* (Nelson ex Soó) Renz et Tamb., *O. holosericea* subsp. *holosericea*, *O. mammosa* Desf., *O. lutea* Cav. subsp. *minor* (Guss.) O. et E. Danesch, *O. omegaifera* Fleischm., *O. reinholdii* Spruner ex Fleischm., *O. umbilicata* Desf., *Orchis anatolica* Boiss., *O. collina* Banks et Sol., *O. coriophora* L., *O. italica* Pois., *O. laxiflora* Lam., *O. mascula* (L.) L. subsp. *pinetorum* (Boiss. et Kotschy) G. Camus, *O. morio* L. subsp. *morio*, *O. morio* subsp. *picta* (Loisel.) K. Richter, *O. palustris* Jacq., *O. papilionacea* L., *O. provincialis* Balb. ex DC., *O. quadripunctata* Cyr. ex Ten., *O. simia* Lam., *O. spitzelii* Sauter ex W. B. J. Koch., *O. tridentata* Scop., *Platanthera chlorantha* (Custer) Rchb., *Serapias parviflora* Parl., *S. politisii* Renz (pro hybr.), *S. vomeracea* (Burm. fil.) Briq. subsp. *laxiflora* (Soó) Gölz et Reinhard, *S. vomeracea* subsp. *orientalis* Greuter, *Spiranthes spiralis* (L.) Chevall.

Primulaceae: *Cyclamen coum* Mill., *C. graecum* Link, *C. hederifolium* Ait., *C. mirabile* Hildebr., *C. trochopteranthum* O. Schwarz.

Виды, заслуживающие в изученном районе особого внимания, перечислены в таблице. В целом из перечисленных выше геофитов в вилайете Муула наибольший интерес представляют 48 видов, из которых 21 вид эндемичен. Они включены в таблицу как наиболее перспективные для изучения биоэкологических особенностей, ареалов и мер охраны. Из числа 48 видов было выявлено 25 (включая 15 эндемичных), для которых необходима охрана. Ареалы этих видов разорваны, их популяции сокращаются, а там, где они сохранились, они представлены незначительным количеством экземпляров. Нуждающиеся в охране виды по их состоянию в изученном районе распределены нами по категориям МСОП (IUCN Species Survival Commission, 1994) — EN (endangered — подвергающиеся опасности), VU (vulnerable — уязвимые), LR (lover risk — находящиеся под меньшей угрозой) (см. таблицу). Два вида — *Sternbergia fischeriana* и *Cyclamen mirabile* — относятся к категории EN, т. е. рассматриваются как находящиеся в угрожаемом состоянии. Виды, которые можно было бы отнести к другим категориям МСОП (EW, CR, DD, NE), не выявлены. В таблицу включены также эндемичные виды флоры Турции, распространенные в вилайете Муула, и 18 видов, которые оказались новыми для флоры Муулы.

Наиболее важные и заслуживающие особого внимания виды геофитов вилайета Муула

Виды и подвиды	Наиболее перспективные виды для изучения	Категории Международного союза охраны природы (МСОП)			Новые виды для флоры Муулы	Эндемичные виды для флоры Турции
		EN	VU	LR		
Amaryllidaceae						
Narcissus serotinus	+		+			
N. tazetta	+					
Sternbergia candida	+		+			+
S. fischeriana	+	+			+	
Iridaceae						
Crocus biflorus subsp. *isauricus*	+			+		+
C. biflorus subsp. *nubigena*	+			+		+
C. cancellatus subsp. *lycium*	+			+		
C. cancellatus subsp. *mazziaricus*	+					+
C. fleischeri	+			+		+
Gladiolus micranthus	+					+
Gynandriris sisyrinchium	+					
Iris xanthospuria	+		+			+
Romulea columnae					+	
Liliaceae						
Allium deciduum	+			+		+
A. flavum					+	
A. orientale	+					
A. pilosum	+				+	
A. sypileum	+				+	
Chionodoxa forbesii	+			+		+
Colchicum balansae	+			+		+
C. lingulatum					+	
C. trodii	+				+	
Fritillaria bithynica	+					+
F. carica	+			+		+
F. sibthorpiana	+					+
Gagea bithynica	+			+	+	+
G. bohemica					+	
G. fibrosa					+	
G. glacialis					+	
G. graeca	+					
G. juliae					+	
Lilium candidum	+					
Merendera figlalii	+					+
Muscari bourgaei	+			+		+
M. comosum	+					
M. parviflorum					+	
Ornithogalum alpigenum	+			+	+	+
O. mekselinae	+					+
O. nivale	+			+	+	+
Scilla bifolia	+				+	
Tulipa agenensis					+	
T. sylvestris	+					
Urginea maritima	+					

Виды и подвиды	Наиболее перспективные виды для изучения	Категории Международного союза охраны природы (МСОП)			Новые виды для флоры Муулы	Эндемичные виды для флоры Турции
		EN	VU	LR		
Orchidaceae						
Anacamptis pyramidalis						
Cephalanthera rubra	+					
Ophrys holocericea subsp. *candida*	+		+			
O. lutea subsp. *minor*	+					
O. omegaifera	+		+			
Orchis quadripunctata	+		+			
O. palustris	+					
O. spitzelii	+					
Serapias parviflora	+					
Spiranthes spiralis	+					
Primulaceae						
Cyclamen graecum	+					
C. hederifolium	+		+			
C. mirabile	+	+			+	+
C. trochopteranthum	+			+		+

Выявленные местонахождения некоторых редких геофитов Муулы показаны на картах (рис. 2—8). Каждый из этих видов обнаружен на очень ограниченной территории — часто около одного населенного пункта или в одной местности.

Для сохранения генофонда редких и эндемичных видов геофитов в районе Муула необходимо принятие специальных мер охраны. Авторы обратились в правительственные органы Турции и к местной администрации с предложением выделить на территории Муулы некоторые микрозаказники для сохранения популяций находящихся под угрозой видов геофитов.

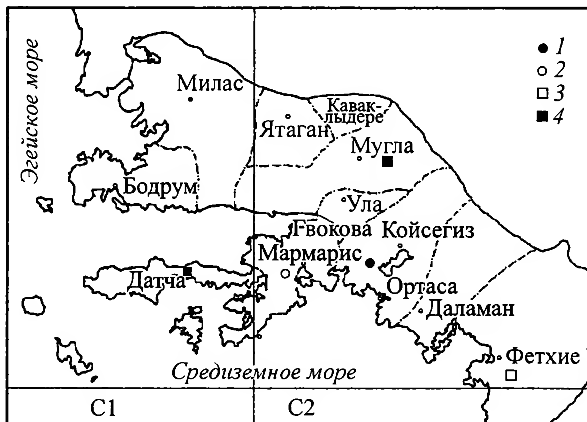


Рис. 2. Местонахождения *Iris xanthospuria* (*1*), *Narcissus serotinus* (*2*), *Sternbergia candida* (*3*), *S. fischeriana* (*4*).



Рис. 3. Местонахождения *Crocus biflorus* subsp. *isauricus* (*1*), *C. biflorus* subsp. *nubigena* (*2*), *C. cancellatus* subsp. *lycius* (*3*), *C. fleischeri* (*4*).



Рис. 4. Местонахождения *Allium deciduum* subsp. *deciduum* (*1*), *Colchicum balansae* (*2*), *Gagea bithynica* (*3*), *Fritillaria carica* subsp. *carica* (*4*).



Рис. 5. Местонахождения *Chionodoxa forbesii* (*1*), *Muscari bourgaei* (*2*), *Ornithogalum alpigenum* (*3*), *O. nivale* (*4*).



Рис. 6. Местонахождения *Orchis simia* (*1*), *O. morio* subsp. *picta* (*2*), *O. quadripunctata* (*3*), *O. tridentata* (*4*).

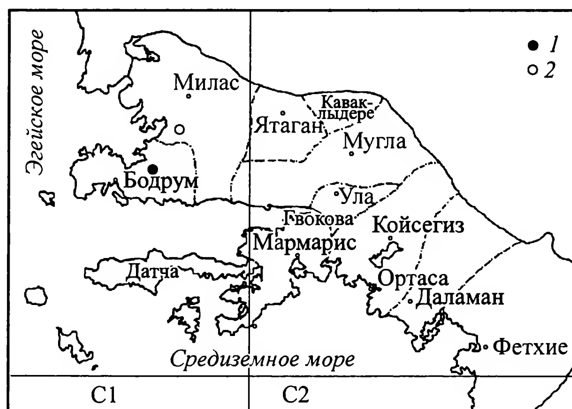


Рис. 7. Местонахождения *Ophrys holosericea* subsp. *holosericea* (*1*), *O. omegaifera* (*2*).

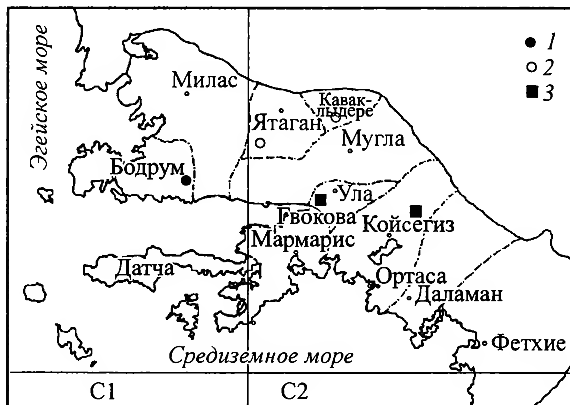


Рис. 8. Местонахождения *Cyclamen hederifolium* (*1*), *C. mirabile* (*2*), *C. trochopteranthum* (*3*).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Ибадов О. В., *Абдуллаева И. К.* Конспект геофитов Кавказа. Деп. ВИНИТИ. № 2094-83. Баку, 1983.

Сикура И. И. Интродуцированные лекарственные растения. Киев, 1983. С. 52—68.

Федченко О. А. Эремурус в природе и в культуре // Любитель природы. Петербург, 1906. Т. 30. С. 9.

Davis P. H. (ed.) Flora of Turkey and the east. Aegean Islands. Edinburgh, 1974. Vol. 1; 1978. Vol. 6; 1984. Vol. 8.

Ekim T., *Koyuncu M.*, *Guner A.* et al. Taxonomic and ecological studies on some economically important geophytes of Turkey. Ankara, 1991.

Ekim T., *Koyuncu M.*, *Vural M.* et al. Red Data Book of Turkish plants. Ankara, 2000.

Gribb P. Mazumbai und seine Orchideen // Orchideen. 1976. Bd 27. H. 6. S. 27—250.

Ibadli O. V. The geophytes of the Caucasus (taxonomy, spreading, morphology, anatomy, introduction, use and protection). Baku, 2002.

IUCN Species Survival Commission. IUCN Red List categories appreved by the 40th meeting of the IUCN Council. Gland, Switzerland. 1994.

Mammadov R., *Sahranç B.* Some geophytes determined in autumn in the center of Muğla // J. Ecology. Ankara, 2003. Vol. 43. P. 13—18.

Tutin T. G., *Heywood V. N.*, *Burges N. A.* et al. Flora Europaea. Cambridge, 1980. Vol. 5.

Varol O., *Kaya E.* New floristic records from C1 and C2 squares // L. Syst. Bot. Ankara, 2002. Vol. 9. N 2. P. 69—79.

SUMMARY

140 geophytic species belonging to 40 genera and six families (*Amaryllidaceae*, *Araceae*, *Iridaceae*, *Liliaceae*, *Orchidaceae*, and *Primulaceae*), were revealed in Muğla vilayet in SW Turkey. Their list includes 18 species, previously not registered for Muğla, 22 species from «Red Data Book» of Turkish plants, and 21 endemic species. In Muğla the geophytes are distributed in Termo-Mediterranean (at elevations of 0—700 m s. m.), Sub-Mediterranean (700—1300 m) and Mountain-Mediterranean (1300—2023 m) belts. The bulbs, tuber-bulbs and rhizomes of geophytes were intensively exploited during centuries and are widely used now. Under anthropogenic pressure the areas and populations of these species became degradated. 48 species, most important scientifically and economically, were studied, including 15 endemics, for which protection is necessary.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 582.29 (571.6)

© С. И. Чабаненко

ВИДЫ РОДА *PHAEOPHYSCIA* (*PHYSCIACEAE*) В ЛИХЕНОФЛОРЕ ЮГА РОССИЙСКОГО ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА

S. I. TCHABANENKO. THE SPECIES OF THE GENUS *PHAEOPHYSCIA* (*PHYSCIACEAE*) IN THE LICHEN FLORA OF THE SOUTHERN RUSSIAN FAR EAST

Сахалинский ботанический сад ДВО РАН
693023 Южно-Сахалинск, ул. Горького, 25
Факс (4242) 55-06-21
E-mail: sbg@sakhmail.ru
Поступила 22.03.2004
Окончательный вариант получен 25.08.2005

Дан обзор 18 видов рода *Phaeophyscia* юга российского Дальнего Востока. Приведены диагнозы, синонимы видов, распространение в районе исследования и общее распространение. Дан ключ для определения видов.

Ключевые слова: лишайники, *Phaeophyscia*, лихенофлора, российский Дальний Восток.

Цель наших исследований — обобщение материалов по видам рода *Phaeophyscia* Moberg, встречающихся в южной части российского Дальнего Востока (ЮРДВ). Настоящая статья написана на основе изучения более 200 образцов, собранных автором в 1985—1995 гг. на территории Приморского и Хабаровского краев, а также сборов 1992—2001 гг. на островах Сахалин, Кунашир, Итуруп, представленных в гербарии Сахалинского ботанического сада ДВО РАН (SAKH), а также ревизии гербарных материалов Дальневосточного государственного университета (ДВГУ), Тихоокеанского института географии ДВО РАН (ТИГ), Биолого-почвенного института ДВО РАН (VLA), Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE), а также с учетом всех имеющихся литературных данных.

В результате проведенных исследований было установлено что, поскольку до конца 1980-х годов материал определялся только по доступным определителям, ряд видов для территории Приморского края приводился ошибочно: *Phaeophyscia ciliata* (Hoffm.) Moberg, *P. orbicularis* (Flörke) Moberg, *P. nigricans* (Necker) Moberg, *P. endophoenicea* (Harm.) Moberg, *P. kairamoi* (Vain.) Moberg. Гербарными образцами подтверждено произрастание *P. ciliata* и *P. kairamoi* в северной части района исследований (север Хабаровского края), а последний известен и на о-ве Сахалин. Установлено также, что *P. chloantha* (Ach.) Moberg редко встречается в Приморском крае и на южных Курильских островах, но является обычным видом на о-ве Сахалин. В то же время *P. melanchra* (Hue) Hale — более редкий вид на острове и часто отмечается в хвойно-широколиственных лесах Приморского и Хабаровского краев. По всей видимости, *P. sulphurascens* (Zahlbr.) Trass является синонимом *P. hispidula* var. *exornatula* (Poelt.) Moberg.

Род *Phaeophyscia* Moberg принадлежит к сем. *Physciaceae* Zahlbr. и был выделен R. Moberg из рода *Physcia* (Schreb.) Michaux в 1977 г. (Moberg, 1977). В его ра-

ботах (Moberg, 1977, 1983, 1990, 1995) приведены основные морфологические, анатомические и химические признаки рода, на которых мы и основывались. Тип спор подробно обсуждался в работах J. Poelt (1965, 1974) и T. Esslinger (1978). Морфологические особенности видов, характерных для Восточной Азии, и их химический состав даны также в работе H. Kashiwadani (1975). В нашей статье приводятся основные признаки, характерные для видов рода, распространенных на юге российского Дальнего Востока.

Таллом листоватый, от 2 до 5—6 (10) см в диам., сероватый, серовато-зеленоватый до коричневатых оттенков, без налета на поверхности лопастей (исключение для *Phaeophyscia squarrosa* Kashiw.). Нижняя поверхность от светло- до темно-коричневого или черного цвета. Ризины от светлых до черных (иногда с белыми кончиками), простые, чаще густые, могут выступать в виде каймы по краям лопастей. Верхний коровый слой параплектенхимный, нижний — также параплектенхимный, но с более или менее изодиаметрическими клетками, реже прозоплектенхимный (*P. chloantha*, *P. denigrata* Hue, *P. melanchra*). Сердцевина состоит из рыхло переплетенных гиф и может содержать красный пигмент, как у видов *Phaeophyscia endococcina* (Körb.) Moberg, *P. erythrocardia* (Tuck.) Kashiw., *P. pyrrhophora* (Poelt) D. Awasthi et M. Joshi, *P. rubropulchra* (Degel.) Essl. Соредии формируют сорали, различающиеся по форме и расположению на лопастях, что может служить систематическим признаком при идентификации видов. Среди дальневосточных феофисций встречаются виды с губовидными (*P. rubropulchra*, *P. chloantha*), округлыми до кратеровидных (*P. melanchra*), грубо-зернистыми до соредиозно-изидиозных (*P. hispidula* var. *hispidula* (Poelt) Moberg) соралями. Изидиозная *P. kairamoi* (Vain.) Moberg автором отмечена пока только для Северного Сихотэ-Алиня (Хабаровский край) и о-ва Сахалин. Дорзовентральные лопастинки или лобули вдоль краев лопастей и на их поверхности характерны для видов *P. hispidula* var. *exornatula* (Poelt) Moberg и *P. squarrosa* Kashiw. Апотеции леканориновые, расположены на поверхности лопастей, сидячие, диск от каштанового до черного цвета, часто с «короной» ризин по краю или у основания апотециев. Сумки цилиндрические, с 8 спорами, споры коричневые, 1-септированные, с толстыми клеточными стенками, более утолщенными на концах спор и у перегородки — *Physcia*-типа (Poelt, 1965). Реже — с толстыми, равномерно утолщенными клеточными стенками — *Pachysporaria*-типа (Moberg, 1983).

Пикнидии расположены на верхней поверхности лопастей, погруженные, пикноконидии эллипсоидные, маленькие (до 4 мкм дл.), что является систематическим признаком рода (Moberg, 1977).

По данным H. Kashiwadani (1975), для видов рода характерен следующий химический состав: в небольших количествах атранорин, лейкотилин, зеорин, вещества типа *Physcia*1, *Physcia*2. Для видов с красной сердцевиной — скирин.

Наибольшее видовое разнообразие род имеет в пределах Северной Пацифики (Moberg, 1994).

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ РОДА *PHAEOPHYSCIA*

Представлены на российском Дальнем Востоке (в квадратных скобках даны виды, которые могут быть найдены на исследуемой территории).

1. Таллом с соредиями, изидиями или лобулями . . . . 2.
— Таллом без соредий, изидий и лобулей . . . . 11.
2. Таллом с соредиями или соредиозными изидиями . . . . 3.
— Таллом с изидиями или лобулями . . . . 8.
3. Сердцевина оранжево-красная . . . . *P. rubropulchra*.

— Сердцевина белая, реже желтоватая . . . . 4.
4. Нижняя поверхность лопастей светлая . . . . 5.
— Нижняя поверхность лопастей черная . . . . 6.
5. Соредии ламинальные, округлые до кратеровидных . . . . *P. melanchra*.
— Соредии терминальные, губовидные . . . . *P. chloantha*.
6. Лопасти (особенно у верхушек) с гиалиновыми волосками, соредии зернистые, расположены по краям лопастей и на их нижней поверхности у верхушек . . . . *P. hirsuta*.
— Лопасти без гиалиновых волосков . . . . 7.
7. Соредии зернистые, по краям лопастей и на их поверхности, часто формируют пустулы, сердцевина и соредии часто желтоватые . . . . *P. hispidula* var. *hispidula*.
— Гранулированные соредиозные изидии расположены по краям лопастей, реже ламинальные . . . . *P. sciastra*.
8. Таллом с изидиями, лопасти узкие . . . . 9.
— Таллом с лобулями, лопасти более широкие . . . . 10.
9. Изидии краевые, гранулированные, реже имеют вид рассеченных лопастинок, с многочисленными цилиями, кортикальные волоски присутствуют на концах лопастей и у их верхушек . . . . *P. kairamoi*.
— Изидии краевые, гранулированные, без кортикальных волосков . . . . *P. sciastra*.
10. Лобули краевые, соредиозные, сердцевина часто желтоватая, зеорин отсутствует . . . . *P. hispidula* var. *exornatula*.
— Лобули в центре и на краях лопастей, никогда не бывают соредиозными, сердцевина белая, содержат зеорин . . . . *P. squarrosa*.
11. Сердцевина оранжево-красная . . . . 12.
— Сердцевина белая . . . . 14.
12. Лопасти до 1 мм шириной, на камнях . . . . *P. endococcina* var. *endococcinoides*.
— Лопасти более 1 мм шир., на коре и замшелых камнях . . . . 13.
13. Клетки коры амфитеция состоят из мелких клеток (до 10 мкм), апотеции чашечковидные . . . . *P. erythrocardia*.
— Клетки коры амфитеция более крупные, апотеции блюдцевидные . . . . *P. pyrrhophora*.
14. Лопасти до 1 мм шир. . . . . 15.
— Лопасти более 1 мм шир. . . . . 17.
15. Лопасти с кортикальными волосками у верхушек лопастей или по краю . . . . *P. hirtella*.
— Лопасти без гиалиновых волосков . . . . 16.
16. Таллом плотно прилегает к субстрату, нижняя поверхность черная, ризины черные, выступают по краю лопастей . . . . *P. ciliata*.
— Таллом восходящий, нижняя поверхность светлая до коричневатой, ризины редкие . . . . [*P. constipata*].
17. Нижняя поверхность черная, с обильными ризинами . . . . 18.
— Нижняя поверхность светлая, с редкими ризинами . . . . 19.
18. Апотеции со светлыми гиалиновыми волосками по краю амфитеция . . . . *P. hirtuosa*.
— Апотеции без гиалиновых волосков, редко с черными ризинами при основании апотециев . . . . *P. primaria*.
19. Нижняя кора параплектенхимная . . . . [*P. trichophora*].
— Нижняя кора прозоплектенхимная . . . . *P. denigrata*.

КОНСПЕКТ ВИДОВ РОДА *PHAEOPHYSCIA*

1. *Phaeophyscia chloantha* (Ach.) Moberg, 1978, Bot. Notis., 131 : 259. — *Parmelia chloantha* Ach., 1814, Syn. Meth. Lichen.: 217. — *Physcia luganensis* Mereschk., 1919, Ann. Conserv. Jard. Bot. Gen. 21 : 190. — *Physcia labrata* var. *intermedia* Mereschk., 1919, 21 : 187. — *Physcia pragensis* Nádv., 1947, Stud. Bot. Čech. 8 : 105. — *Physcia pragensis* f. *convoluta* Nádv., 1947, l. c. 8 : 105. — *Physcia pragensis* f. *ignota* Nádv., 1947, l. c. 8 : 106. — *Physcia pragensis* f. *tremulicola* Nádv., 1947, l. c. 8 : 105. — *Physciella chloantha* (Ach.) Essl., 1986, Mycologia, 78 : 92—97.

Таллом зеленовато-серый, до 3 см в диам. Лопасти неправильно ветвящиеся, соредиозные, 0.5—2 мм шир., без налета. Сорали губовидные, расположены на концах приподнимающихся лопастей. Сердцевина белая, нижняя поверхность светлая до светло-коричневой. Ризины светлые, редкие, чаще краевые. Верхний коровый слой параплектенхимный, нижний — прозоплектенхимный. Апотеции редки (ма-

териал, собранный в районе исследований, стерилен) до 1.5 мм в диам. Споры *Physcia*-типа (17)19—23 × (7.5)8.5—10(11) мкм (Moberg, 1995).

Приурочен к хорошо освещенным местообитаниям (разреженные долинные леса, лиственничники, отдельно стоящие деревья).

Распространение на ЮРДВ: Приморский край (редко); острова Сахалин (часто) и Кунашир.

Общее распространение: Европа, Азия, Вост. Африка, Сев. и Южн. Америка.

2. *P. ciliata* (Hoffm.) Moberg, 1977, Symb. Bot. Upsal. 22, 1 : 30—31. — *Lichen ciliatus* Hoffm., 1784, Enum. Lichen. 69. — *Physcia obscura* f. *ciliata* (Hoffm.) Lynge, 1916, Vid.-Selsk. Skr I. Mat. Naturv. Kl. Christiania, 8 : 71. — *Physcia ciliata* (Hoffm.) Du Rietz, 1921, Svensk Bot. Tidskr. 15 : 188.

Таллом сероватый, серовато-коричневый до оливкового, 2—3 см в диам., плотно прижатый к субстрату. Лопасти 0.5—1.5 мм шир., плоские до выпуклых, иногда к верхушкам расширяющиеся, без соредий и изидий. Нижняя поверхность черная, с густыми черными ризинами, выступающими в виде каймы по краям лопастей. Апотеции 1.5—2 мм в диам., расположены в центре слоевища, иногда с короной ризин у основания. Споры *Physcia*-типа, 9—12 × 19—25 мкм.

Встречается в горных, хвойно-широколиственных и долинных лесах, чаще на лиственных породах.

Распространение на ЮРДВ: Хабаровский край: хр. Хехцир (Микулин, 1986), Сихотэ-Алинь. Амурская обл.: хр. Тукурингра (Толпышева и др., 1981).

Для территории Приморского края приводился в работах: Томин, 1926; Гурулева, Княжева, 1972; Княжева, 1973; Пчелкин, 1981; Инсаров, Пчелкин, 1984; Чабаненко, 1984, 1990а, б, 2002. Просмотренные нами образцы *P. ciliata* и *P. obscura* f. *ciliata*, из Гербария ТИГ, VLA приводимые ранее для Приморья, переопределены как *P. hirtuosa*. *P. ciliata* изредка встречается на севере Хабаровского края и в Амурской обл.

Общее распространение: Европа, Азия, Сев. Америка.

3. *Phaeophyscia denigrata* Hue, 1994, Acta Bot. Fenn., 150 : 124. — *Physcia denigrata* Hue, 1900, Nouv. Archs. Mus. Hist. Nat., ser. 4. 2 : 76. — *Physcia japonica* var. *denigrata* Vain., 1918, Bot. Mag. Tokyo, 32 : 157. — *Physcia trichophora* var. *cinereoalbida* Vain., 1921, Bot. Mag. Tokyo, 35 : 60. — *Physcia nipponica* Asahina, 1947, Jour. Jap. Bot. 21 : 6. — *Physciella denigrata* (Hue) Essl., 1986, Mycologia, 78, 1 : 95. — ?*Physciella nepalensis* (Poelt) Essl., l. c.: 96.

Таллом серый, темно-серый, иногда коричневатый, 2—3(4) см в диам., без соредий, изидий. Лопасти более 2 мм шир., плотно прилегают к субстрату, слегка морщинистые, часто выпуклые. Нижняя поверхность светлая, с редкими, короткими и светлыми ризинами. Верхний коровый слой параплектенхимный, нижний — прозоплектенхимный. Апотеции обычны, до 2—3 мм в диам. Споры *Physcia*- или *Pachysporaria*-типа, 8—11(—12) × (16—)20—24(—26) мкм.

Приурочен в основном к широколиственным лесам, разреженным хвойно-широколиственным лесам, к одиночно стоящим деревьям, чаще отмечается на лиственных породах.

Распространение на ЮРДВ: Приморский и Хабаровский края; острова Сахалин, Итуруп, Кунашир.

Общее распространение: Азия (Россия, Китай, Япония), ?Сев. Америка.

4. *P. endococcina* (Körb.) Moberg var. *endococcinoides* (Poelt) Moberg 1995, Nord. J. Bot. 15 : 324. — *Physcia endococcinoides* Poelt var. *endococcinoides* Poelt, 1974, Khumbu Himal. 6, 2 : 77. — *Physcia endococcinoides* var. *megalospora* Poelt, 1974, l. c.: 78. — *Physcia endococcinoides* var. *stellata* Poelt, 1974, l. c.: 78. — *Phaeophyscia endococcinoides* (Poelt) Essl., 1978, Mycotaxon, 7 : 301.

Таллом темно-серый, коричневатый, до 3 см в диам. Лопасти узкие, 0.5—1 мм шир. Нижняя поверхность черная, с черными ризинами. Верхняя и нижняя кора параплектенхимная. Сердцевина оранжево-красная. Апотеции обильны, до 1.5 мм в диам., иногда с лобулями по краям. Споры *Pachysporaria*-типа, 21—26 × × 10—12 мкм.

Растет на камнях, на высоте 300—800 м, реже — на древесине.

Распространение на ЮРДВ: Хабаровский край: сев. Сихотэ-Алинь, Буреинский хр., хр. Дуссэ-Алинь (Moberg, 1995).

Общее распространение: Азия, Вост. Африка, Сев. и Южн. Америка.

Большинство образцов, собранных в Приморском крае, которые приводились ранее под названием *Phaeophyscia endococcina* (Томин, 1926; Гурулева, Княжева, 1972; Княжева, 1973; Инсаров, Пчелкин, 1984; Чабаненко, 1984, 1986, 1990б, в; Скирина, 1996 и др.), переопределены как *P. pyrrhophora*.

5. *Phaeophyscia hirtuosa* (Kremp.) Essl., 1978, Mycotaxon, 7 : 304. — *Physcia hirtuosa* Kremp., 1873, Flora, 56 : 470. — *Physcia setosa* f. *japonica* Hue, 1900, Nouv. Arch. Mus. Hist. Nat., ser. 4, 2 : 13. — *Physcia japonica* (Hue) Vain., 1918, Lich. Ab. A. Yasuda in Jap. Coll.: 4. — *Physcia japonica* var. *glaucocinerea* Vain., 1918, Bot. Mag. Tokyo, 32 : 157.

Таллом зеленовато-серый, темно-серый, до 3—6(10) см в диам. Лопасти неправильно ветвящиеся, перисто-разветвленные, 1.5—3.5 мм шир. Нижняя поверхность черная, ризины темные, густые, часто с белыми кончиками, выступают каймой по краям лопастей. Верхняя и нижняя кора параплектенхимные. Апотеции обильные, до 4 мм в диам., со светлыми гиалиновыми волосками по краю амфитеция. Споры *Physcia*-типа, 8—12 × 20—25 мкм. Встречается на коре лиственных, реже хвойных пород.

Предпочитает открытые и влажные местообитания в долинных, дубовых и хвойно-широколиственных лесах.

Распространение на ЮРДВ: Приморский и Хабаровский края: хр. Сихотэ-Алинь; Хабаровский край: хр. Хехцир; острова Сахалин, Кунашир, Итуруп.

Общее распространение: Азия (Россия, Китай, Монголия, Япония).

6. *Phaeophyscia hispidula* (Ach.) Essl. var. *exornatula* (Poelt.) Moberg, 1995, Nord. J. Bot. 15 : 327. — *Physcia setosa* var. *exornatula* Zahlbr., 1930, Symb. Sin. 3 : 240. — *Physcia hispidula* subsp. *exornatula* (Zahlbr.) Poelt, 1974, Khumbu Himal. 6, 2 : 80. — *Phaeophyscia exornatula* (Zahlbr.) Kashiw., 1984, Bull. Nat. Sci. Mus. 10 : 27. — *Physcia hispidula* subsp. *limbata* Poelt, 1974, l. c. 6 (2) : 81. — *Phaeophyscia limbata* (Poelt) Kashiw., 1984, l. c. : 129.

Таллом зеленовато-серый до темно-серого, коричневатого, 3—6(10) см в диам. Лопасти неправильно или дихотомически ветвящиеся, 2—3(4) мм шир., по краям соредиозные. Сорали краевые беловатые до желтоватых, соредии изидиозные, гранулированные, часто развиваются в мелкие лобули. Сердцевина белая до желтоватой. Нижняя поверхность черная, с густыми черными ризинами, часто выступающими по краям лопастей. Нижний и верхний коровый слои параплектенхины. Апо-

теции редки, до 3 мм в диам., споры *Physcia*-типа до *Pachysporaria*-типа, 10—15 × × 23—26 мкм.

Растет на коре деревьев, камнях, предпочитает влажные и затененные местообитания в хвойно-широколиственных и дубовых лесах.

Распространение на ЮРДВ: Сихотэ-Алинь (Приморский и Хабаровский края), о-в Сахалин.

Общее распространение: Европа, Азия, Африка, Сев. и Южн. Америка, Австралия.

Выделенный ранее H. Trass (1981) вид *Phaeophyscia sulphurascens* (Zahlbr.) Trass сходен с *P. hispidula* var. *exornatula* и, возможно, является синонимом последнего. Приводим описание этого вида.

P. sulphurascens (Zahlbr.) Trass, 1981, Folia Crypt. Eston. 15 : 3. — *Physcia setosa* (Ach.) Nyl. f. *sulphurascens* Zahlbr., 1930, in Handel-Mazzetti, Symb. Sin. 3, Lichens: 240.

Таллом с полукраевыми или краевыми соралями, соредии до изидиевидных, иногда с лобулями. Сердцевина и сорали желтоватые. Собран в хвойно-широколиственном лесу, на скалах. Сихотэ-Алинь (Приморский край). Гербарий TU. В более поздних работах H. Trass (1998) не приводит данный вид для Дальнего Востока.

7. *P. kairamoi* (Vain.) Moberg, 1977, Symb. Bot. Upsal. 22, 1 : 40. — *Physcia kairamoi* Vain., 1921, Ibid. 46 : 3. — *Physcia karakorina* Poelt, 1961, Ibid. 4 : 92.

Таллом чаще розетковидный, до 2—3 см в диам. Верхняя поверхность серая до серо-коричневатой, иногда с гиалиновыми волосками на поверхности, особенно у верхушек молодых лопастей. Лопасти 1 (2) мм шир. Изидии образуют кайму по краям лопастей, гранулированные, с кортикальными волосками, редко соредиозные на верхушках, иногда имеют вид рассеченных лобулей, с ресничками по краям. Нижняя поверхность черная с черными ризинами, выступающими в виде каймы вокруг лопастей. Верхняя и нижняя кора параплектенхимная. Сердцевина белая. Апотеции до 3 мм в диам., иногда их края изидиозно-реснитчатые. Наш материал был стерилен. Споры *Physcia*-типа до *Pachysporaria*-типа (19)21—27(32) × × (9)10—12(14) мкм (Moberg, 1995).

Растет на камнях или на коре лиственных пород, чаще в долинных и высокогорных смешанных лесах.

Распространение на ЮРДВ: Хабаровский край: сев. Сихотэ-Алинь, хребты Буреинский, Дуссэ-Алинь; Амурская обл.: г. Могот; о-в Сахалин: Сусунайский хр. Ошибочно приводился для Приморского края в работах: Скирина, Княжева, 1985; Скирина, 1985, 1995; Чабаненко, 1990а и др. Просмотренные автором образцы из гербариев ДВГУ, ТИГ, SAKH переопределены как *P. hispidula* var. *exornatula*.

Общее распространение: Европа, Азия, Сев. Америка, Гренландия. Вид характерен для бореальной зоны Голарктики.

8. *Phaeophyscia melanchra* (Hue) Hale, 1983, Lichenologist, 15 : 198. — *Physcia melanchra* Hue, 1990, Nouv. Arh. Mus. Hist., ser. 4, 2 : 75. — *Physcia obscura* f. *glabrior* Nyl., 1890, Lich. Jap.: 33. — *Physcia melanchra* f. *cupulifera* Hue, 1900, Nouv. Arh. Mus. Hist., ser. 4, 2 : 75. — *Physciella melanchra* (Hue) Essl., 1986, Mycologia, 78 : 95.

Таллом серый до темно-серого, около 3 см в диам. лопасти неправильно ветвящиеся, до 0.8—1.2 мм шир., плоские до выпуклых, иногда с точечным налетом, плотно прилегают к субстрату, местами восходящие у верхушек. Сорали расположены по краям и на поверхности лопастей, округлые до кратеровидных, зернистые.

Нижняя поверхность светлая до коричневатой, ризины простые, светлые и короткие. Верхний коровый слой параплектенхимный, нижний — прозоплектенхимный. Апотеции редки, до 1.2 мм в диам. Споры *Physcia*-типа, 7—9 × 18—23 мкм. Сходен с *P. chloantha*, но отличается от последней формой и расположением соралей. От *P. orbicularis* отличается строением нижнего корового слоя, светлой нижней поверхностью и светлыми ризинами, тогда как у последней нижняя поверхность и ризины черные.

Растет на коре лиственных пород, на камнях в дубовых, хвойно-широколиственных и долинных лесах или на морском побережье.

Распространение на ЮРДВ: Сихотэ-Алинь (Приморский и Хабаровский края); Хабаровский край: хр. Хехцир; Амурская обл.: хр. Тукурингра; острова Сахалин, Кунашир, Итуруп.

В более ранних работах по региону вид, очевидно, приводится под названием *P. orbicularis* (Пчелкин, 1981; Инсаров, Пчелкин, 1984; Скирина, Княжева, 1985; Скирина, 1985, 1987, 1995; Микулин, 1986). Просмотренные автором образцы из гербариев VLA, ТИГ под этим названием переопределены как *P. melanchra*.

Общее распространение: Азия, Сев. Америка.

9. *P. primaria* (Poelt) Trass, 1981, Folia Crypt. Eston. 15 : 2. — *Physcia hispidula* (Ach.) Frey subsp. *primaria* Poelt, 1974, Khumbu Himal. 6, 2 : 80.

Таллом темно-серый, коричневатый, до черноватого, 3—5 см в диам. Лопасти до 4 мм шир., у вершин расширяющиеся, плоские до слегка вогнутых, без изидий и соредий. Нижняя поверхность черная более светлая по краям, с густыми черными ризинами. Верхняя и нижняя кора параплектенхимные. Апотеции обычны, (2)3—5 мм в диам., иногда с черными ризинами у основания. Споры 22—28 × × 10—15 мкм.

Растет на коре лиственных пород и камнях в хвойно-широколиственных и долинных лесах, в дубняках.

Распространение на ЮРДВ: Сихотэ-Алинь (Приморский и Хабаровский края); Хабаровский край: хр. Хехцир; острова Сахалин, Кунашир, Итуруп.

Общее распространение: Азия (Россия, Китай, Япония, Монголия).

10. *P. pyrrhophora* (Poelt) D. Awasthi et M. Joshi, 1978, Indian Mycol. Res. 16 : 278. — *Physcia pyrrhophora* Poelt, 1974, Khumbhu Himal. 6, 2 : 84. — *Physcia endococcina* var. *latiloba* H. Magn., 1957, Awasthi Proc. Indian. Acad. Sci. 45 : 134.

Таллом серый до темно-серого, коричневатого, 3—6(10) см в диам. Лопасти плоские до вогнутых 3—5 мм шир., без соредий и изидий. Нижняя поверхность черная с черными ризинами, сердцевина красно-оранжевая. Верхняя и нижняя кора параплектенхимная. Апотеции обильны, 1—2 мм в диам., иногда со светлыми ризинами при основании. Клетки коры амфитеция более 10 мкм. Споры *Physcia*-типа до *Pachysporaria*-типа, 10—14 × 22—29 мкм.

Растет на стволах лиственных пород, на замшелых камнях. Предпочитает влажные местообитания в дубовых, хвойно-широколиственных, реже — в пихтово-еловых лесах.

Распространение на ЮРДВ: Сихотэ-Алинь (Приморский и Хабаровский края); Хабаровский край: хр. Хехцир.

Ранее приводился для исследуемой территории как *Physcia endococcina*: Томин, 1926; Гурулева, Княжева, 1972; Княжева, 1973; Инсаров, Пчелкин, 1984; Чабаненко, 1984, 1986, 1990а, б, 2002; Скирина, 1996.

Общее распространение: Азия (Россия, Монголия, Китай, Япония).

11. *Phaeophyscia rubropulchra* (Degel.) Essl., 1978, Mycotaxon, 7 : 313. — *Physcia orbicularis* f. *rubropulchra* Degel., 1940, Ark. Bot. 30A(1) : 58. — *P. orbicularis* var. *rubropulchra* (Degel.) Degel., 1940, Ark. Bot. 30A(3) : 71. — *Physcia rubropulchra* (Degel.) Moberg, 1974, Svensk Bot. Tidskr. 68 : 286. — *Physcia saxatilis* Kashiw., 1975, Mem. Nat. Sci. Mus. Tokyo, ser. B, 17 : 52. — *Phaeophyscia rubropulchra* (Degel.) Moberg., 1978, Bot. Notiser, 131 : 262.

Таллом зеленовато-серый или зеленовато-коричневый 1—3 см в диам. Лопасти дихотомически или неправильно ветвящиеся, соредиозные, 0.5—1.5 мм шир. Сорали краевые, часто на концах лопастей, реже — на их поверхности, губовидные. Нижняя поверхность черная, к концам лопастей иногда светлеющая, с черными ризинами. Сердцевина оранжевая до красно-оранжевой. Верхний и нижний коровый слои параплектенхимные. Апотеции в нашем материале не встречались, но по данным Moberg (1995), они изредка встречаются, до 2 мм в диам. с «короной» ризин у основания. Споры *Physcia*-типа до *Pachysporaria*-типа, (22)24—29(32) × × 10—14(16) мкм.

Растет на коре лиственных, реже — хвойных пород, на камнях. Предпочитает открытые места в широколиственных и хвойно-широколиственных лесах, чаще встречается на стволах юго-западной и западной экспозиций.

Распространение на ЮРДВ: Сихотэ-Алинь (Приморский и Хабаровский края); хр. Хехцир (Хабаровский край); острова Сахалин, Кунашир, Итуруп.

Ранее в работах Чабаненко (1984, 1986, 1990в) ошибочно приводился для Приморского края как *Physcia endophoenicea* (Harm.) Moberg.

Общее распространение: Азия (Россия, Китай, Япония), Сев. Америка.

12. *P. sciastra* (Ach.) Moberg, 1977, Symb. Bot. Upsal. 22 : 47—48. — *Parmelia sciastra* Ach., 1803, Suppl.: 49. — *Physcia sciastra* (Ach.) Du Rietz, 1921, Svensk. Bot. Tidskr. 15 : 168.

Таллом серо-коричневый до темно-коричневого, часто розетковидный, 2—3 см в диам. Лопасти узкие до 0.5—1(2) мм шир., плоские до слабо выпуклых, иногда налегающие друг на друга. Изидии обильные, гранулированные, располагаются по краям лопастей и на их поверхности, могут быть соредиозными в старых частях таллома. Нижняя поверхность черная, с черными ризинами. Верхний и нижний коровый слои параплектенхимные, клетки нижней коры изодиаметрические с толстыми коричневатыми стенками. Сердцевина белая. Апотенции редки, до 3 мм в диам., но обычно меньше. Споры *Physcia*-типа, (7)8—(10)12 × × 16—21(23) мкм.

Растет на камнях, каменистых осыпях, реже — на старой древесине. Предпочитает открытые местообитания.

Распространение на ЮРДВ: Сихотэ-Алинь (Приморский и Хабаровский края); хр. Хехцир (Хабаровский край); о-в Сахалин: Сусунайский хр.

Общее распространение: Европа, Азия, Африка, Сев. и Южн. Америка. Вид достаточно широко распространен в бореальной зоне, но на юге встречается в горах.

13. *P. squarrosa* Kashiw., 1984, Bull. Nat. Sci. Mus. 10 : 47.

Таллом неправильной формы до розетковидной, зеленовато-серый до темно-серого, 3—8 см в диаметре. Лопасти дихотомически или неправильно ветвящиеся, плоские до вогнутых у вершин, 2—4 мм шир., часто с дорзовентральными лопастинками по краям и в центре слоевища. Нижняя поверхность темная в центральной части и светло-коричневая до светлой по краям, с густыми черными ризинами. Верхний и нижний коровый слой параплектенхимные. Апотеции редки,

до 2 мм в диам., часто с лобулями по краям или со светлыми ризинами при основании. Споры *Physcia*-типа до *Pachysporaria*-типа, 22—28(32) × 10—12(14) мкм.

Растет на коре деревьев и замшелых камнях в хвойно-широколиственных и дубовых лесах. Предпочитает открытые, но влажные местообитания.

Распространение на ЮРДВ: Сихотэ-Алинь (Приморский и Хабаровский края); о-в Кунашир. Приводился под названием *P. imbricata* (Vain.) Essl. в работах: Инсаров, Пчелкин, 1988; Чабаненко, 1990а; Скирина, 1995, 1997; Скирина, Родникова, 1999.

Общее распространение: Азия (Россия, Китай, Япония), Сев. Америка.

ВИДЫ, ИЗВЕСТНЫЕ ТОЛЬКО ПО ЛИТЕРАТУРНЫМ ДАННЫМ (ОТМЕЧЕНЫ ЗВЕЗДОЧКОЙ) И ГИПОТЕТИЧЕСКИЕ (В СПИСКЕ ОТМЕЧЕНЫ ЗНАКОМ +)

1. +*P. constipata* (Norrl. et Nyl.) Moberg, 1977, Symb. Bot. Upsal. 22, 1 : 33. — *Physcia constipata* Norrl. et Nyl., 1882, Herb. Lich. Fenn. 5 : 218.

Лопасти узкие, восходящие, до 1 мм шир., сероватo-зеленоватые, до серо-коричневых, без налета, с беловатыми фибриллами (цилиями) по краям лопастей. Соредии и изидии отсутствуют. Нижняя поверхность светлая до коричневатой или черной (в старых частях таллома), ризины светлые, апотеции редки.

Вид спорадически встречается в бореальной зоне северного полушария. Растет на почве и замшелых скалах, предпочитает открытые местообитания, хорошо дренированные субстраты, известняки. Вероятно его нахождение на выходах известняков в Приморском крае и на о-ве Сахалин. В России спорадически отмечается в европейской части (предгорья Южного и Северного Урала), а также в Азии (Западная и Восточная Сибирь).

Общее распространение: Европа, Азия, Сев. Африка, Сев. Америка.

2. +*P. trichophora* (Hue) Essl., 1978, Mycotaxon, 7. — *Physcia trichophora* Hue, 1900, Nouv. Arch. Mus. Hist. Nat., ser. 4, 2 : 74.

Может произрастать на юге Приморья, Курильских островах и о-ве Сахалин. Вид, близкий к *P. denigrata* и *P. leana* (Tuck.) Essl., отличается строением нижней коры (у данного вида она параплектенхимная). Растет в широколиственных лесах островов Хоккайдо и Хонсю.

3. **P. erythrocardia* (Tuck.) Kashiw., 1975, Ginkgoana, 3 : 45. — *Physcia obscura* var. *erythrocardia* Tuck., 1890, Proc. Amer. Acad. Arts Sci. 4 : 399. — *P. ciliata* var. *erythrocardia* (Tuck.) Degel., 1941, Ark. Bot., 30A, 3 ; 70. — *P. ciliata* f. *erythrocardia* (Tuck.) Thoms., 1964, Beih. Nova Hedwigia, 7 : 114.

Таллом серый, зеленовато-серый 3—6 см в диам. Лопасти плоские до вогнутых, до 1 мм шир., без соредий и изидий. Нижняя поверхность черная, с черными ризинами. Сердцевина красно-оранжевая. Верхняя и нижняя кора параплектенхимная. Апотеции чашечковидные, до 3 мм в диам., иногда со светлыми ризинами при основании. Клетки амфитеция 3—7 (10) мкм. Споры *Physcia*-типа 11—13 × 23—27 мкм.

Приводится для Приморского (Скирина, 1995; Trass, 1998) и Хабаровского краев (Микулин, 1986). Отличается от близкого вида *P. pyrrhophora* чашечковидными апотециями и более мелкими клетками амфитеция. В Гербарии ТИГ, VLA образцы не представлены.

Общее распространение: Восточная Азия?, Сев. Америка.

4. **P. hirsuta* (Mereschk.) Moberg, 1978, Bot. Notis., 131 : 261. — *Physcia hirsuta* Mereschk., 1919, Ann. Cons. Jard. Bot. Geneve, 21 : 181. — *Physcia labrata* Mereschk., 1919, Ann. Cons. Jard. Bot. Geneve, 21 : 183. — *Physcia labrata* var. *olivacea* Mereschk., 1919, Ann. l. c. 21 : 184.

Таллом листоватый, коричневато-сероватый, до 2—4 см в диам. Лопасти короткие и узкие, до 0.5—1 мм шир., с гиалиновыми волосками, соредиозные по краям и на нижней поверхности у верхушек. Сорали гранулированные. Нижняя поверхность черная, с густыми черными ризинами. Апотеции редки.

Встречается в сухих и открытых местообитаниях. Отличается обилием гиалиновых волосков на верхней поверхности, особенно у верхушек лопастей. Приводится по литературным данным (Trass, 1998). Образцы изучены не были.

Общее распространение: Европа (Средиземноморье), Азия, Сев. и Южн. Америка, Африка.

5. **P. hirtella* Essl., 1978, Mycotaxon, 7 : 303.

Таллом листоватый, серовато-зеленоватый до коричневато-сероватого. Лопасти 0.4—1.5 мм шир., верхняя поверхность часто бородавчатая. Верхушки лопастей с небольшими светлыми или темными кортикальными волосками. Нижняя поверхность темно-коричневая до черной, с многочисленными черными ризинами. Апотеции с гиалиновыми волосками по краю амфитеция. Растет на коре и древесине, реже — на скалах.

Приводится для Хабаровского края: хр. Хехцир (Микулин, 1986). Образцы в гербарии VLA не представлены.

Общее распространение: Азия?, Сев. Америка.

Таким образом, по предварительным данным, на юге российского Дальнего Востока произрастает 13 видов рода *Phaeophyscia*, нахождение которых к настоящему времени подтверждено гербарными образцами. Кроме того, 3 вида известны только по литературным данным, два — с большой долей вероятности могут быть найдены на исследуемой территории. Можно отметить, что некоторые виды играют активную фитоценотическую роль (в пределах района исследований) в составе Охотско-Камчатской и Сахалино-Хоккайдской провинций и слабо представлены на территории Маньчжурской провинции Восточно-Азиатской флористической области: *Phaeophyscia ciliata*, *P. kairamoi*, *P. chloantha*. В то же время *P. pyrrophora*, *P. hispidula*, *P. squarrosa* более характерны для Маньчжурской провинции.

Благодарности

Автор выражает глубокую признательность Н. С. Голубковой, Л. А. Княжевой, И. Ф. Скириной за предоставленную возможность работать с гербарными образцами.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Гурулева Н. И., Княжева Л. А. Лишайники заповедника «Кедровая падь» // Флора и растительность заповедника «Кедровая падь». Владивосток, 1972. С. 168—171.

Инсаров Г. Э., Пчелкин А. В. Количественные характеристики состояния эпифитной лихенофлоры биосферных заповедников // Сихотэ-Алинский заповедник. Вып. 2. Гос. комитет СССР по гидрометеорологии и контролю природной среды. М., 1984. 70 с.

Княжева Л. А. Лишайники юга Приморского края // Комаровские чтения. Владивосток, 1973. Вып. 20. С. 34—46.

Княжева Л. А. Стволовые лихеносинузии в темнохвойных лесах на юге Приморского края // Споровые растения советского Дальнего Востока. Владивосток, 1974. Т. 22 (125). С. 132—137.

Княжева Л. А. Лишайники // Флора и растительность Уссурийского заповедника. М., 1978. С. 115—126.

Княжева Л. А. Лишайники // Флора Верхне-Уссурийского стационара. Владивосток, 1984. С. 65—74.

Княжева Л. А., Ефимова В. А. Закономерности распределения лишайников в лесах Верхнеуссурийского стационара // Комплексные исследования лесных биогеоценозов. Владивосток, 1980. С. 26—33.

Княжева Л. А., Скирина И. Ф. Лишайники // Растительный и животный мир Сихотэ-Алинского заповедника. М., 1982. С. 44—47.

Микулин А. Г. Лишайники // Флора и растительность Большехехцирского заповедника. Владивосток, 1986. С. 71—78.

Микулин А. Г. Лишайники // Грибы, лишайники, водоросли и мохообразные Комсомольского заповедника (Хабаровский край). Владивосток, 1989. С. 49—64.

Окснер А. М. Нові й маловідомі для СРСР лишайники // Бот. журн. АН УРСР. 1938. № 26—27. С. 217—227.

Пчелкин А. В. Лишайники-эпифиты некоторых лесообразующих пород Сихотэ-Алинского заповедника // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Л., 1981. Т. 4. С. 86—93.

Родникова И. М., Скирина И. Ф., Христофорова Н. К. Оценка воздушной среды в Лазовском заповеднике (Приморский край) методами лихеноиндикации // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 5. С. 48—56.

Скирина И. Ф. Лишайники западных склонов среднего Сихотэ-Алиня // Препринт. Владивосток, 1987. 24 с.

Скирина И. Ф. Лишайники Сихотэ-Алинского биосферного района. Владивосток, 1995. 130 с.

Скирина И. Ф. Лишайники островов залива Петра Великого (Японское море) // Бот. журн. 1996. Т. 81. № 11. С. 41—45.

Скирина И. Ф. Лишайники Приморского края и их использование для лихеноиндикации состояния среды: Дисс. в виде научного доклада... канд. биол. наук. Владивосток, 1998а. 35 с.

Скирина И. Ф., Княжева Л. А. Лишайники восточных склонов среднего Сихотэ-Алиня // Препринт. Владивосток, 1985. 38 с.

Скирина И. Ф., Родникова И. М. Лишайники Уссурийского заповедника // IV Дальневосточная конференция по заповедному делу. Владивосток, 1999. С. 145—146.

Толпышева Т. Ю., Петелин Д. А., Тарасов К. Л. Лишайники // Флора и растительнотъ хребта Тукурингра (Амурская область). Вестн. МГУ, 1981. С. 50—63.

Томин М. П. Список лишайников Южно-Уссурийского края // Изв. Южно-Уссурийского отделения Русского географического общества. 1926. № 12. С. 211—224.

Трасс Х. Х. Систематика вида *Phaeophyscia hispidula* (Ach.) Essl. // Folia Cryptogamica Estonia. Tartu, 1981. 1981. Fasc. 15. С. 1—8.

Чабаненко С. И. Лихенофлора острова Петрова // Исследование природного комплекса Лазовского госзаповедника. М., 1984. С. 5—13.

Чабаненко С. И. К лихенофлоре острова Путятина // Флора и систематика споровых растений Дальнего Востока. Владивосток. 1986.С. 151—155.

Чабаненко С. И. Лишайники // Флора, мико- и лихенобиота Лазовского заповедника. Владивосток, 1990а. С. 167—191.

Чабаненко С. И. Лихенофлора островов Лазовского района // Криптогамические исследования на Дальнем Востоке. Владивосток, 1990б. С. 137—140.

Чабаненко С. И. Новые и редкие виды лишайников Лазовского заповедника // Тез. докл. на III Дальневосточную конф. по заповедному делу. Владивосток, 1997. С. 128—129.

Чабаненко С. И. Лишайники Курильского заповедника (остров Кунашир) // Тр. ботанических садов ДВО РАН. Владивосток, 1999а. Т. 1. С. 221—228.

Чабаненко С. И. Лишайники-эпифиты Сахалинского ботанического сада ДВО РАН // Исследование растительного покрова российского Дальнего Востока. Тр. ботанических садов ДВО РАН. Владивосток, 1999б. Т. 1. С. 34—37.

Чабаненко С. И. Конспект флоры лишайников юга российского Дальнего Востока. Владивосток, 2002. 232 с.

Чабаненко С. И., Скирина И. Ф., Княжева Л. А. Список лишайников Приморского края и обитающих на них грибов. Южно-Сахалинск, 2002. 88 с.

Esslinger T. L. Studies in the lichen family *Physciaceae*. II. The genus *Phaeophyscia* in North America // Mycotaxon, 1978. Vol. 7. P. 283—320.

Kashiwadani H. The genera *Physcia*, *Physconia* and *Dirinaria* (*Lichens*) of Japan // Ginkgoana. Tokyo, 1975. N 3. P. 4—53.

Moberg R. The lichen genus *Physcia* and allied genera in Fennoscandia // Symbolae Botanica Upsalienses. Uppsala, 1977. Vol. 22. N 1. 108 p.

Moberg R. Overlooked names and new combinations in *Phaeophyscia* (*Lichens*) // Bot. Notiser, 1978. Vol. 131. P. 259—262.

Moberg R. The genus *Phaeophyscia* in East Africa // Nordic. J. Bot. 1983. N 3. P. 509—516.

Moberg R. The lichen *Phaeophyscia* in South America with special reference to Andean species // Opera Bot. 1993. Vol. 121. P. 281—284.

Moberg R. Is the Pacific an area of specification for some foliose genera of the lichen family *Physciaceae* // J. Hattori Bot. Lab. 1994. N 76. P. 173—181.

Moberg R. The lichen genus *Phaeophyscia* in China and Russian Far East // Nordic J. Bot. 1995. 15 (3). P. 319—335.

Poelt J. Zur Systematik der Flechtenfamilie *Physciaceae* // Nova Hedwigia, 1965. N 9. P. 20—32.

Trass H. List of physcioid macrolichens of Russian Far East and Siberia // Folia crypt. Estonica. Tartu, 1998. Fasc. 33. P. 147—151.

Tchabanenko S. I. Habitat and distribution genus *Phaeophyscia* in the Primorye territory (Russian Far East) // Absracts IAL 3: Progress and Problems in Lichenology in the Nineties. Salzburg, Austria, 1996. P. 182.

Sato M. Notes on the lichen flora of Minami-Karaphuto, or the Japanese Saghalien // Bull. Biogeogr. Soc. Jap. Tokyo, 1936. Vol. 6. N 11. P. 97—121.

SUMMARY

A review of the species of the genus *Phaeophyscia* in the southern part of the Russian Far East is presented. Synonyms, basionyms, diagnoses and geographical distribution of 18 species are given. 3 species of them are known from literature data only, 2 species are possible to be found on this area. Species which were mistakenly reported for the Maritime Territory, are listed. A key to the species is given.

УДК 582.542.1 Бот. журн., 2006 г., т. 91, № 2

© **Н. Н. Цвелёв**

КРАТКИЙ ОБЗОР РОДА МАННИК *GLYCERIA* (*POACEAE*)

N. N. TZVELEV. THE SYNOPSIS OF THE GENUS *GLYCERIA* (*POACEAE*)

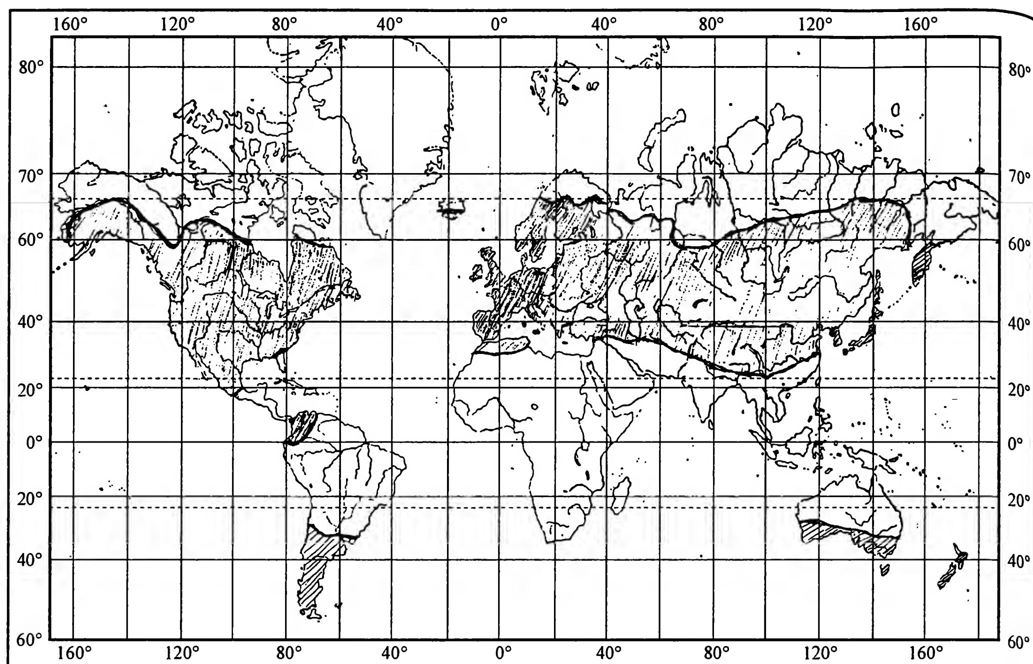
Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Поступила 30.08.2005

Приводится полный, но очень краткий обзор принятых 55 видов рода *Glyceria* (*Poaceae*), расположенных в порядке новой системы, а также нескольких гибридов. 6 видов и 2 секции описаны в качестве новых для науки, предложено несколько новых комбинаций в разных рангах. Дан ключ для определения видов и список видов, ошибочно включавшихся в род *Glyceria*.

Ключевые слова: *Glyceria*, обзор видов, система рода, новые таксоны, ключ, список видов, таксоны, исключенные из рода.

Род манник — *Glyceria* R. Br. — один из основных родов небольшой, но вполне обособленной трибы *Meliceae* Reichenb. преимущественно внетропических «фестукоидных» злаков. Этот род иногда выделялся в особую трибу *Glycerieae* Endl. на основании его гидрофильности и основного числа хромосом x = 10, а не 9, как у *Melica*, однако в Юго-Восточной Азии эти роды так тесно сближаются, что могут быть отнесены лишь к разным подтрибам (*Glyceria* к подтрибе *Glyceriinae* Dumort.).

Как видно на прилагаемой карте (см. рисунок), принимаемые нами 55 видов рода *Glyceria* распространены во всех умеренно теплых областях обоих полушарий



Ареал рода *Glyceria* R. Br.

и лишь немного заходят в горные районы тропиков. Они отсутствуют в Южной Африке, но представлены в Австралии и на юге Южной Америки. Относительно обильны они в Восточной Азии и на востоке Северной Америки. Ранняя и довольно высокая специализация видов этого рода позволила сохранить в его пределах такие примитивные признаки, более характерные для бамбуков, как большое количество (до 20) цветков в колосках и нижние цветковые чешуи с 7—9 жилками. Плотно замкнутые листовые влагалища, защищающие растущие части междоузлий от проникновения к ним воды, связаны с гидрофильностью рода, а обычно шероховатые жилки на цветковых чешуях способствуют распространению диаспор.

Большое значение для уточнения объема рода имела работа американского кариолога G. L. Church (1949), который, определяя хромосомные числа американских видов *Glyceria*, обнаружил у четверти из них основное число хромосом $x = 7$, а не 10, как у других видов. Как оказалось, виды с $x = 7$ имеют еще свободные влагалища листьев, нижние цветковые чешуи с 5 (а не 7—9) жилками и совсем другие лодикулы, вполне заслуживая выделения в особый род *Torreyochloa* Church, принадлежащий даже к другой трибе — *Poeae*, в пределах которой он образует особую подтрибу *Torreyochloinae* Soreng et J. Davis (Soreng et al., 2003 : 721). Внешнее сходство колосков у видов этих родов настолько велико, что во «Флоре СССР» (Комаров, 1934 : 453) дальневосточный вид *T. natans* (Kom.) Church был отнесен к одному ряду с 4 типичными видами *Glyceria*.

Уже давно было предложено разделение рода *Glyceria* на 2 секции: *Glyceria* s. str. с типом *G. fluitans* и *Hydropoa* Dumort. с типом *G. maxima*. Этим секциям мы придаем здесь ранг подродов, которые в свою очередь разделены на 8 групп секционного ранга. В особый, третий подрод выделяется оригинальный австралийский вид *G. drummondii*, все же достаточно тесно связанный с подродом *Glyceria* через секцию *Hemibromus*. 2 основных подрода имеют в значительной части совпа-

дающие ареалы, но подрод *Hydropoa* не заходит в южное полушарие. Вряд ли они могут быть выведены друг из друга, обладая значительной гетеробатмичностью. Так, виды подрода *Hydropoa* — типичные многолетники, обычно имеющие длинные корневища (у злаков это обычно вторичный признак) и мелкие колоски, а виды подрода *Glyceria* — обычно малолетники, часто с очень длинными многоцветковыми колосками. Более крупные чешуи колосков у видов второй секции, вероятно, являются более продвинутым признаком, как и формирование крыльев по килям верхних цветковых чешуй.

Из принятых нами секций, ареал секции *Hydropoa* охватывает почти все умеренно теплые области Евразии и Северной Америки, где ее виды, вероятно, формировались параллельно. Хотя американский вид *G. grandis* с 2n = 20 и наиболее мелкими колосками можно считать наиболее близким к предкам секции, это никак не значит, что первичные виды секции пришли в Евразию из Северной Америки. Немногим уступает ему в примитивности и замещающий его в Азии очень близкий вид *G. triflora* с 2n = 20. Европейский *G. maxima* с 2n = 60 явно является наиболее «молодым» и гибридогенным видом, хотя выяснить его предковые виды очень трудно. Один из них, вероятно, *G. triflora* или *G. arundinacea*, а другим может быть даже *G. notata* (2n = 40) из другого подрода. Происхождение сибирской секции *Scolochloiformis* довольно загадочно, и большое внешнее сходство ее типа — *G. spiculosa* с родом *Scolochloa* Link из другой трибы трудно объяснимо, так как у них разные основные числа хромосом (у *Scolochloa* 2n = 28). Евразиатская секция *Lithuanicae* близка к секции *Hydropoa*, но заметно приближается и к секции *Striatae*, с которой ее объединяет Church (1949), учитывая обычное присутствие у видов обеих секций лишь 2 тычинок. Следующие 2 секции более высоко специализированы и имеют некоторые переходные черты к следующему подроду, причем одна из них — *Striatae* — приурочена только к Америке, а другая — *Caspiae* — только к Азии. Некоторые виды этих секций заходят в горные районы тропиков.

В типовом подроде *Glyceria* секция *Leptorhiza* менее продвинута, на что указывают отсутствие крыльев по килям верхних цветковых чешуй и едва шероховатые, более тонкие нижние цветковые чешуи. Ее ареал — амфитихоокеанский. Виды секции *Glyceria* широко распространены в умеренно теплых областях обоих полушарий, встречаясь также на юге Австралии и Южной Америки. Такое биполярное распространение имеют многие роды «фестукоидных» злаков, и оно трудно объяснимо. Очевидно, что причина такого распространения у всех родов должна быть одна и та же. Ранее (Цвелёв, 1977) мы отмечали, что распространение ковылей (*Stipa* L.) из Азии через Северную и Центральную Америку и Анды до Огненной Земли представляется нам очень маловероятным. По-видимому, принимая такие миграции, мы недооцениваем возможность очень длительной параллельной эволюции от каких-то далеких предков.

Высокоспециализированную секцию *Hemibromus* следует считать очень древней, учитывая значительный разрыв ее ареала между Восточной Азией и востоком Северной Америки, который характерен для целого ряда широко распространенных в неогене древесных и кустарниковых видов. Очевидно, что ее виды имели в прошлом такое же широкое распространение и могли быть, например, одним из предков гибридогенного вида *G. fluitans*. На древность этой секции указывает и возможность выведения из нее крайне оригинального австралийского подрода *Porrotheranthe*.

Данные по хромосомным числам свидетельствуют о значительной роли гибридизации в эволюции рода. Широко распространенные здесь хромосомные числа 2n = 40 и 60, несомненно, являются результатом гибридизации, хотя проис-

хождение их очень трудно выяснить без специальных генетических исследований.

Нами был критически просмотрен большой материал по роду, хранящийся в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE). Ниже в очень кратком виде представлены результаты этого просмотра в виде конспекта видов, расположенных по предлагаемой нами новой системе, и включающий описываемые нами новые таксоны (в том числе 6 видов). В целях сокращения текста названия синонимов приведены только с датами их публикации без полных дат литературы, за редкими исключениями для сведений по России. Ареалы таксонов также указаны в сокращенном виде. В конце обзора видов приведены известные межвидовые гибриды, число которых, вероятно, значительно больше.

КОНСПЕКТ РОДА *GLYCERIA* R. BR.

Subgen. 1. Hydropoa (Dumort.) Tzvel. comb. et stat. nov. — *G.* sect. *Hydropoa* Dumort., 1824, Observ. Gram. Belg. : 111. — *Exydra* Endl. 1830. — *Hydropoa* (Dumort.) Dumort., 1868, nom. superfl. Typus: *G. maxima* (Hartm.) Holmb.

Sect. 1. *Hydropoa* Dumort., 1824, l. c. : 111. Typus: vide supra.

1. *G. grandis* S. Watson, 1890, in A. Gray, Man. Bot. North. Unit. Stat., ed. 6 : 667. — *G. aquatica* var. *americana* Torr., 1823. — *G. americana* (Torr.) Pammel, 1905. — *G. flavescens* Jones, 1910. — *G. maxima* subsp. *grandis* (S. Watson) Hult., 1942. — *G. arundinacea* subsp. *grandis* (S. Watson) Tzvel., 1971. — *G. triflora* auct. non (Korsh.) Kom. : Кравченко, 1997, Дополн. к фл. Карел. : 16. — М. большой.

Умеренно теплые области Сев. Америки; заносное в Норвегии, Финляндии и России (Петрозаводск). Описан из Юго-Вост. Канады. 2n = 20 (Church, 1942).

2. *G. pulchella* (Nash) K. Shum., 1903, Bot. Jahresber. (Just) 29, 1 : 513. — *Panicularia pulchella* Nash, 1901. — М. красивый.

Аляска и Сев.-Зап. Канада. Описан из Аляски. 2n = 20 (Bowden, 1960).

3. *G. triflora* (Korsh.) Kom., 1934, во Фл. СССР, 2 : 459, 758. — *G. aquatica* var. *triflora* Korsh., 1892. — *G. kamtschatica* Kom., 1934. — *G. debilior* var. *karafutensis* Ohwi, 1941. — *G. maxima* subsp. *triflora* (Korsh.) Hult., 1962. — *G. arundinacea* subsp. *triflora* (Korsh.) Tzvel. 1971. — М. трехцветковый.

Россия от Урала до Камчатки и Сахалина, Сев. Казахстан, Монголия, Сев.-Вост. Китай, Сев. Корея. Описан из Амурской обл. России. 2n = 20 (Соколовская, Пробатова, 1973).

Необычно широкие (8—20 мм шир.) листья имеют 2 образца, собранные Faurie на юге Сахалина, которые стоит выделить в качестве особой разновидности — **G. triflora var. fauriei Tzvel. var. nov.** (Foliorum laminae 8—20 mm lt., sat molles. Paniculae 20—35 cm lg., valde ramosae. Lemmata 2.5—3 mm lg. Typus: «Insula Sagalien, in paludibus Vladimirof, 30 VII 1908, N 790, leg. Faurie» — LE. Paratypus: «In paludibus Korsakof, 4 IX 1908, N 789, leg. Faurie» — LE). Типовая разновидность — var. *triflora*, на Южн. Сахалине отсутствует, что указывает на возможность более высокого ранга описываемой разновидности.

4. *G. effusa* Kitag., 1937, Bot. Mag. Tokyo, 51 : 152. — *G. angustifolia* B. Skvorts., 1954. — М. раскидистый.

Россия (юг Дальнего Востока), Сев.-Вост. Китай, Сев. Корея. Описан из Сев.-Вост. Китая. 2n = ?

К этому виду в качестве его узколистной (листья 3—5 мм шир.) разновидности можно отнести **G. effusa var. coreana (Ohwi) Tzvel. comb. nov.** (*G. spiculosa* var. *coreana* Ohwi, 1931, Bot. Mag. Tokyo, 45 : 382. = *G. angustifolia* B. Skvorts., 1954, Записки Харбин. общ-ва естествоисп. и этногр. 12 : 29), описанную из Сев. Кореи («Daitaku in prov. Kankyo-hokudo»). В России *G. effusa* встречается преимущественно по Амуру, отличаясь от обычного на Дальнем Востоке вида *G. triflora* сильно шероховатыми по всей длине, широко раскидистыми веточками метелок.

5. *G. amurensis* Probat., 1981, Бот. журн. 66, 11 : 1589. — М. амурский.

Россия (низовья Амура и Амгуни, окрестности Магадана). Описан с низовьев Амура. 2n = 20 (Соколовская, Пробатова, 1973).

Этот вид был описан как гибрид *G. triflora* × *G. leptorhiza*, на что указывают его более узкие, чем у *G. triflora*, метелки и более многоцветковые колоски, но, вероятно, он уже является гибридогенным видом.

6. *G. arundinacea* Kunth, 1833, Enum. Pl. 1 : 367. — *G. retinosa* Velen., 1889. — *G. aquatica* subsp. *arundinacea* (Kunth) Aschers. et Graebn., 1900. — М. тростниковый.

Юг Вост. Европы, Кавказ, Балканский п-ов, Сев.-Зап. Иран. Описан с Сев. Кавказа. 2n = 60 (Polya, 1949), но, вероятно, это число относится к *G. aquatica*.

7. *G. maxima* (Hartm.) Holmb., 1919, Bot. Notis. (Lund) 1919 : 97. — *Molinia maxima* Hartm., 1820. — *Poa aquatica* L. 1753. — *Glyceria aquatica* (L.) Wahl. 1820, non (L.) J. et C. Presl, 1819. — *G. spectabilis* Mert. et Koch, 1823. — *G. altissima* Garcke, 1851. — М. наибольший.

Почти вся Европа, юго-запад Сибири, Кавказ (Зап. Предкавказье и Абхазия), Турция; заносное в Канаде и Новой Зеландии. Описан из Европы. 2n = 60 (многие авторы).

Sect. 2. *Scolochloiformes* (Kom.) Probat., 1985, в Сосуд. раст. сов. Дальн. Вост. 1 : 330. — *G.* ser. *Scolochloiformes* Kom., 1934. — Typus: *G. spiculosa* (F. Schmidt) Roshev.

8. *G. spiculosa* (F. Schmidt) Roshev., 1929, во Фл. Забайк. 1 : 85. — *Scolochloa spiculosa* F. Schmidt, 1868. — *Glyceria paludificans* Kom., 1916. — М. длинноколосковый.

Россия (Вост. Сибирь и Дальний Восток), Сев.-Вост. Монголия, Сев.-Вост. Китай, Сев. Корея. Описан с Сахалина. 2n = 40 (Соколовская, Пробатова, 1973).

9. *G. longiglumis* Hand.-Mazz., 1938, Österr. Bot. Zeitschr. 87 : 130 — М. длинночешуйный.

Китай (пустыня Гоби). Описан из Внутренней Монголии. 2n = ?

Образцов этого вида мы не видели.

10. *G. alnasteretum* Kom., 1914, Feddes Repert. 13 : 87. — М. ольховниковый.

Россия (Камчатка, Сахалин, Курильские и Командорские острова, окр. Магадана), Сев. Япония, Алеутские острова («Attu isl., 26 VIII 1945, N 488, G. Soule» — LE). Описан с Камчатки. 2n = 20, 40 (Соколовская, Пробатова, 1973).

Вероятно, происходит от гибридизации *G. spiculosa* × *G. lithuanica*.

Sect. 3. Lithuanicae Tzvel. sect. nov. Plantae longe rhizomatosae ad 1.5 m alt. Paniculae effusae. Lemmata anguste elliptica, 2.5—4 mm lg. Stamina 2, antheris 0.5—0.7 mm lg. Длиннокорневищные растения до 1.5 м выс. Метелки раскидистые. Нижние цветковые чешуи узкоэллиптические, 2.5—4 мм дл. Тычинки 2, с пыльниками 0.5—0.7 мм дл. Typus (mun): *G. lithuanica* (Gorski) Gorski.

11. *G. lithuanica* (Gorski) Gorski, 1849, Icon. Bot. Char. Cyper. Gram. Lith. : tab. 20. — *Poa lithuanica* Gorski, 1830. — *Glyceria norvegica* Sommerf., 1837. — *G. remota* (Forselles) Fries, 1839, quoad pl. — *G. aquatica* var. *debilior* Trin. ex F. Schmidt, 1868. — *G. debilior* (Trin. ex F. Schmidt) Kudo, 1922, quoad nom. — *G. arundinacea* auct. non Kunth : Kit Tan, 1985, in Davis, Fl. Turkey, 9 : 536, p. p. — М. литовский.

Россия (север лесной зоны и Сев. Кавказ), Белоруссия, республики Прибалтики, Польша, Фенноскандия, Сев. Турция, Монголия, Сев.-Вост. Китай, Сев. Корея и Япония. Описан из Литвы. 2n = 20 (Соколовская, Пробатова, 1973).

Образцы с изолированного местонахождения из Турции (Понтийские горы) имеют более жесткие, сверху серовато-зеленые листья 2.5—6 мм шир., а также почти гладкие веточки метелок, и могут быть выделены в качестве особой разновидности **G. lithuanica var. pontica Tzvel. var. nov.** (A *G. lithuanica* var. *lithuanica* foliorum laminis rigidioribus, supra canescenti-viridibus et paniculae ramis sublaevibus differt. Typus: «B. Balansa. Plantes D, Orient, 1866, N 1555, Khabakhor, Lasistan, 30 VII 1866» — LE cum 2 isotypis). Во «Flora Turkey» (Kit Tan, 1. c.) этот образец является одним из 2 образцов, приведенных под названием «G. arundinacea», тогда как второй образец оказался описываемым ниже новым видом *G. holubii* из другой секции.

12. *G. leptolepis* Ohwi, 1931, Bot. Mag. Tokyo, 45 : 381. — *G. ussuriensis* Kom., 1934. — М. узкочешуйный.

Россия (юг Дальнего Востока), Сев.-Вост. Китай, п-ов Корея, Япония. Описан из Японии. 2n = 20 (Соколовская, Пробатова, 1973).

Sect. 4. *Striatae* Church, 1949, Amer. Journ. Bot. 36 : 162. — *Nevroloma* Raf., 1819. — Typus: *G. striata* (Lam.) Hitchc.

13. *G. striata* (Lam.) Hitchc., 1928, Proc. Biol. Soc. Wash. 41 : 157; Майоров, Решетникова, 2001. Бот. журн. 86, 12 : 91. — *Poa striata* Lam., 1791. — *P. nervata* Willd., 1797. — *Glyceria michauxii* Kunth, 1829. — *G. nervata* (Willd.) Trin., 1830. — М. полосаточешуйный.

Южн. Канада, США, Сев. Мексика; заносное во многих странах Европы, в том числе в Украине (Белая Церковь) и в России (парк Смоленское Поозерье). Описан из США (штаты Вирджиния и Каролина). 2n = 20 (многие авторы).

Заносы растения (под этим названием в более северные страны Европы принадлежат следующему виду, часто принимаемому за подвид или разновидность *G. striata*).

14. *G. neogaea* Steud., 1854, Syn. Pl. Glum. 1 : 285. — *Panicularia nervata stricta* Scribn., 1898. — *P. nervata rigida* Nash, 1900. — *Glyceria striata* subsp. *stricta* (Scribn.) Hult., 1942. — *G. rigida* (Nash) Rydb., 1932, non (L.) Smith, 1824. — М. ньюфаундлендский.

Аляска, Канада, северо-восток США; заносное в Фенноскандии и Латвии. Описан из Канады (Ньюфаундленд). 2n = 20 (многие авторы).

Более северный дериват предыдущего вида, имеющий менее высокие стебли, более узкие и более жесткие листья, менее крупные и менее раскидистые метелки.

15. *G. mexicana* (Kelso) Beetle, 1981, Phytologia, 48, 2 : 191. — *G. striata* var. *mexicana* Kelso, 1935. — М. мексиканский.

Мексика, запад США («Idaho, 11 VII 1901, E. Merrill, E. Wilcox, N 228» — LE), Антильские острова («Antillen, 1804, D. Decandolle» — LE). Описан из Мексики. 2n = ?

16. *G. colombiana* Giraldo-Canas, 2002, Caldasia, 24, 1 : 10. — М. колумбийский.

Колумбия. Описан из Колумбии. 2n = ?

17. *G. elata* (Nash) Jones, 1910, Bull. State Univ. Montana, Biol. Ser. 15 : 17. — *Panicularia elata* Nash, 1900. — *Glyceria latifolia* J. Cotton, 1902. — М. высокий.

Юго-Зап. Канада, запад США; заносное во Франции («Foret de Mendon, 4 VII 1860, T. Delacroix» — LE). Описан из США (Монтана). 2n = 20 (Church, 1942).

18. *G. canadensis* (Michx.) Trin., 1830, Mem. Acad. Pétersb. Ser. 6. Math Phys. Nat. 1, 4 : 366. — *Briza canadensis* Michx., 1803. — *Nevroloma canadensis* (Michx.) Raf., 1819. — М. канадский.

Вост. Канада, северо-восток США: заносное в Германии и Финляндии. Описан из Канады. 2n = 60 (Church, 1942; Bowden, 1960).

19. *G. laxa* (Scribn.) Scribn. ex Rand et Redf., 1894, Fl. Mt. Desert : 180. — *Panicularia laxa* Scribn., 1894. — *G. canadensis* var. *laxa* (Scribn.) Hitchc., 1934. — М. рыхлометельчатый.

Юго-Вост. Канада, северо-восток США. Описан из США (штат Мэн). 2n = ?

В последнее время (Soreng et al., 2003 : 379) принимается за гибрид *G. melicaria* × *G. canadensis*, но, скорее, — это гибридогенный вид.

20. *G. nubigena* W. A. Anderson, 1933, Rhodora, 35 : 321. — М. южно-аппалачский.

США (штаты Теннесси, Южн. Каролина). Описан из США (Теннесси). 2n = 40 (Church, 1942).

21. *G. obtusa* (Muhl.) Trin., 1830, Mém. Acad. Sci. Pétersb. Ser. 6. Math. Phys. Nat. 1, 4 : 366. — *Poa obtusa* Muhl., 1817. — М. тупочешуйный.

Юго-Вост. Канада, северо-восток США. Описан из США (Пенсильвания). 2n = 40 (Church, 1942).

22. *G. melicaria* (Michx.) F. T. Hubb., 1912, Rhodora, 14 : 186. — *Panicum melicarium* Michx., 1803. — *Poa torreyana* Spreng., 1821. — *P. elongata* Torr., 1823, non Willd., 1809. — *Glyceria elongata* Trin., 1836. — *G. torreyana* (Spreng.) Hitchc., 1906. — М. перловниковый.

Юго-Вост. Канада, северо-восток США. Описан из США (Каролина). — 2n = 40 (Church, 1942).

Sect. 5. Caspiae Tzvel. sect. nov. Plantae breviter rhizomatosae ad 1.5 m alt. Paniculae vulgo angustae, rarius effusae. Lemmata ovata, 2—4.2 mm lg. Stamina 3, antheris 0.5—1.2 mm lg. Короткокорневищные растения до 1.5 м выс. — Метелки обычно

узкие, редко раскидистые. Нижние цветковые чешуи яйцевидные, 2—4.2 мм дл. Тычинки 3, с пыльниками 0.5—1.2 мм дл. Typus (тип): *G. caspia* Trin.

23. *G. ischyroneura* Steud., 1854, l. c. : 427. — М. согнуточешуйный.
Япония (кроме крайнего севера). Описан из Японии. 2n = ?

24. **G. voroschilovii Tzvel. sp. nov.** *G. ischyroneura* auct. non Steud. : Ворош., 1966, Фл. сов. Дальн. Вост. : 66, p. p.? — Culmi 50—100 cm alti, in parte inferiore ascendentes, prope basin 4—5 mm crass. Laminae 3—6 mm lt., virides, utrinque secus nervos plus minusve scabrae; vaginae laeves; ligulae 2—4 mm lg. Paniculae paulo effusae, 12—20 mm lg., sat paucispiculatae, ramis scabriusculis. Glumae 1.7—2.2 et 2.3—3 mm lg., acutae. Lemmata 3.2—3.5 mm lg., pallide roseo-violacea, lanceolate-ovata, secus nervos paulo scabra, acutiuscula. Paleae lemmatis subaequales, carinis curvatis. Caryopsis ellipsoidea, 1.8—2 mm lg. — Стебли 50—100 см выс., в нижней части восходящие, близ основания 4—5 мм толщ. Пластинки листьев 3—6 мм шир., зеленые, с обеих сторон по жилкам более или менее шероховатые; влагалища гладкие; язычки 2—4 мм дл. Метелки слабо раскидистые, 12—20 мм дл., относительно немногоколосковые, со слабо шероховатыми веточками. Колосковые чешуи 1.7—2.2 и 2.3—3 мм дл., острые. Нижние цветковые чешуи 3.2—3.5 мм дл., бледно-розовато-фиолетовые, ланцетно-яйцевидные, по жилкам слабо шероховатые, островатые. Верхние цветковые чешуи почти равные нижним, с изогнутыми килями. Зерновки эллипсоидальные, 1.8—2 мм дл. — М. Ворошилова.

Typus (тип): «Insulae Kurilenses, Iturup, rivulus siccus montis Rebunshiri, 1 IX 1965, N 3240, E. Egorova, L. Alexeeva» — LE.

Affinitas (родство). A species *G. ischyroneura* Steud. lemmatis longioribus (3.2—3.5, non 2.5—3 mm lg.), ligulis longioribus et laminis angustioribus (3—6, non 5—10 mm lt.) differt. — От *G. ischyroneura* отличается более длинными (3.2—3.5, а не 2.5—3 мм дл.) нижними цветковыми чешуями, более длинными язычками и более узкими (3—6, а не 5—10 мм шир.) листовыми пластинками.

Species in memoriam botanici rossici excellentis, investigatoris florae Orientis Extremi — V. N. Voroschilovii denominata est. — Вид назван в память выдающегося российского ботаника, исследователя флоры Дальнего Востока — В. Н. Ворошилова.

Курильские острова. Описан с о-ва Итуруп. 2n = ?

Любезно присланные нам В. Н. Ворошиловым и Н. С. Пробатовой под названием «*G. ischyroneura*» образцы с о-ва Итуруп оказались принадлежащими к разным новым видам. Вполне возможно, что *G. voroschilovii* имеет гибридное происхождение: *G. probatovae* × *G. lithuanica* (или *G. alnasteretum*). Типичный *G. ischyroneura*, по-видимому, встречается лишь южнее о-ва Хоккайдо.

25. **G. probatovae Tzvel. sp. nov.** *G. ischyroneura* auct. non Steud. : Пробат., 1985, цит. соч. : 333. — Culmi 40—60 cm alti, prope basin 2—3 mm crass., vulgo appropinquati. Laminae 1.5—4 mm lt., virides, supra scabrae; vaginae laeves; ligulae 0.3—1.5 mm lg. Paniculae angustae, sed laxae et sat paucispiculatae, ramis scabriusculis. Spiculae 5—7 mm lg., 3—7-florae. Glumae 0.5—1.2 et 1.3—2 mm lg., obtusae. Lemmata 2—2.5 mm lg., ovata, secus nervos scabra, obtusa. Paleae lemmatis subaequales, carinis valde curvatis. Antherae 0.5—0.7 mm lg. — Стебли 40—60 см выс., близ основания 2—3 мм толщ., обычно сближенные. Листовые пластинки 1.5—4 мм шир., зеленые, сверху шероховатые; влагалища гладкие; язычки 0.3—1.5 мм дл. Метелки узкие, но рыхлые и относительно немногоколосковые, со слабо шероховатыми

веточками. Колоски 5—7 мм дл., с 3—7 цветками. Колосковые чешуи 0.5—1.2 и 1.3—2 мм дл., тупые. Нижние цветковые чешуи 2—2.5 мм дл., яйцевидные, по жилкам шероховатые, тупые. Верхние цветковые чешуи почти равные нижним, по килям сильно изогнутые. Пыльники 0.5—0.7 мм дл. — М. Пробатовой.

Typus (тип): «Insulae Kurilenses, Iturup, in viciniis pag. Sentjabrjskij, 65 km borealiter versus a sin. Kasatka, in valle fl. Sentjabrjskaja, 14 VIII 1968, N 1307, N. Probatova». — LE.

Affinitas (родство). A speciebus proximis *G. ischyroneura* Steud. et *G. voroschilovii* Tzvel. lemmatis brevioribus (2—2.5 mm lg.), palearum carinis valde curvatis et culmis multo tenujoribus vulgo approximatis differt. — От родственных видов *G. ischyroneura* и *G. voroschilovii* отличается более короткими нижними цветковыми чешуями, сильно изогнутыми килями верхних цветковых чешуй и много более тонкими и обычно сближенными стеблями.

Species in honorem botanici rossici excellentis, investigatoris florae Orientis Extremi (imprimis *Poaceae*) — N. S. Probatovae denominata est. — Вид назван в честь выдающегося российского ботаника, исследователя флоры Дальнего Востока (особенно злаков) — Н. С. Пробатовой.

Россия (Курильские острова), Япония. Описан с о-ва Итуруп. 2n = 40 (Соколовская, Пробатова, 1973).

Этот вид по облику сходен с *G. tonglensis* C. B. Clarke, и, по-видимому, именно он был описан из Японии как *G. tonglensis* var. *honshuana* Kelso (1935, Rhodora, 37 : 263). В Японии он, вероятно в отличие от *G. ischyroneura* приурочен к горным районам. В Гербарии LE имеются 11 образцов этого вида из Японии.

26. *G. ovatiflora* Keng ex Tzvel. sp. nova; Keng, 1959, Fl. Ill. Pl. Prim. Sinic. Gram. : 250, fig. 203, descr. sin.; Keng ex P. C. Keng, 1982, Acta Bot. Yunnan. 4, 3 : 273, nom. altern. — *G. tonglensis* var. *ovatiflora* P. C. Keng, 1982, l. c. : 274, nom. altern. — Culmi 50—150 cm alti. Laminae 3—7 mm lt, supra canescenti-virides, scabriusculae. Ligulae 1.5—2.5 mm lg. Paniculae 15—35 cm lg., vulgo angustae, sed multispiculatae, ramis sublaevibus. Glumae 1—1.5 et 1.8—2.3 mm lg. Lemmata 2.9—3.2 mm lg., ovata, scabriuscula. Paleae lemmatis vix breviores, carinis curvatis. Antherae 0.9—1.2 mm lg. — Стебли 50—150 см выс. Пластинки листьев 3—7 мм шир., сверху серовато-зеленые, слабо шероховатые. Язычки 1.5—2.5 мм дл. Метелки 15— 35 см дл., обычно узкие, но многоколосковые, с почти гладкими веточками. Колосковые чешуи 1—1.5 и 1.8—2.3 мм дл. Нижние цветковые чешуи 2.9—3.2 мм дл., яйцевидные, слабошероховатые. Верхние цветковые чешуи едва короче нижних, с изогнутыми килями. Пыльники 0.9—1.2 мм дл. — М. яйцевидночешуйный.

Typus (тип): «Herb. Maire, Yunnan Septentrional et Central, Song Schouan, 1909—1911, N 6952» — LE. Paratypi: «Herb. Maire, 1909—1911, N 6933 et N 6936». — LE.

Affinitas (родство). A specie *G. tonglensis* C. B. Clarke culmis altioribus et crassioribus, laminis latioribus et paniculis multispiculatis, a specie *G. ischyroneura* Steud. antheris longioribus et paniculae ramis sublaevibus differt. От *G. tonglensis* отличается более высокими и более толстыми стеблями, более широкими пластинками листьев и многоколосковыми метелками, от *G. ischyroneura* — более длинными пыльниками и почти гладкими веточками метелок.

Китай (пров. Юньнань). Описан из Китая. 2n = ?

Название этого вида оказалось недействительно опубликованным, сначала с описанием на китайском языке, а затем в двух альтернативных рангах, что не допускается правилами номенклатуры.

27. *G. tonglensis* C. B. Clarke, 1876, Journ. Linn. Soc. London (Bot.) 15 : 119. — ? *G. kashmirensis* Kelso, 1935. — М. тонглийский.

Юго-Зап. Китай, Сев. Индия, Сев. Пакистан, Непал, Бутан, Афганистан. Описан из Сев. Индии. 2n = ?

В гербарии LE имеется автентичный образец этого вида: «Mahalderam, Darjeeling, 30 V 1884, C. B. Clarke». Типа *G. kashmirensis* мы не видели, но, согласно Стюарту (Stewart, 1967, The grasses of Kashmir. Bull. Bot. Surv. India, 9, 14 : 114—133), он является типичным образцом *G. tonglensis*.

28. *G. caspia* Trin., 1836, Bull. Sci. Acad. Sci. Pétersb. 1 : 68. — М. каспийский.

Кавказ (Талыш), Сев. Иран. Описан из Талыша. 2n = ?

Очень редкий гирканский вид. Из Талыша, кроме типа, в Гербарии LE имеются только наши сборы: «Ленкоранский р-н, небольшое болотце среди леса севернее шоссе Ленкорань — Лерик, 29 VII 1963, N 1035, Н. Цвелёв».

29. **G. lazistanica Holub ex Tzvel. sp. nov.** *G. arundinacea* auct. non Kunth: Kit Tan, 1985, l. c. : 536, p. p. — Culmi 70—130 cm alti, sat crassi, erecti. Laminae 4—9 mm lt., paulo canescentes, sublaeves, rigide. Ligulae 3—5 mm lg., integrae. Paniculae 20—35 cm lg., angustae et laxae, pallide roseo-violaceae, multispiculatae, ramis sublaevibus. Spiculae 4—6 mm lg., 5—7-florae. Glumae 1.3—1.7 et 1.7—2.2 mm lg., acutiusculae. Lemmata 2.3—2.7 mm lg., ovata, acutiuscula, sublaevia. Paleae lemmatis subaequales, carinis valde curvatis. Antherae 0.6—0.7 mm lg. — Стебли 70—130 см выс., довольно толстые, прямостоячие. Пластинки листьев 4—9 мм шир., немного сероватые, почти гладкие, жесткие. Язычки 3—5 мм дл. Метелки 20—35 см дл., узкие и рыхлые, бледно-розовато-фиолетовые, многоколосковые, с почти гладкими веточками. Колоски 4—6 мм дл., с 5—7 цветками. Колосковые чешуи 1.3—1.7 и 1.7—2.2 мм дл., островатые. Нижние цветковые чешуи 2.3—2.7 мм дл., яйцевидные, островатые, почти гладкие. Верхние цветковые чешуи почти равные нижним, с сильно изогнутыми килями. Пыльники 0.6—0.7 мм дл. — М. лазистанский.

Typus (тип): «B. Balansa, Plantes D Orient, 1866, N 1554, Khabakhor (Lazistan), vers 1800 m alt. 30 VII 1866». — LE, cum 2 isotypis.

Affinitas (родство). A specie proxima — *G. caspia* Trin. culmis altioribus, laminis rigidioribus et canescenti-viridibus, lemmatis paulo longioribus et roseo-violaceis differt. От наиболее близкого вида *G. caspia* отличается более высокими стеблями, более жесткими и серовато-зелеными листовыми пластинками и нижними цветковыми чешуями немного более длинными и розовато-фиолетовыми.

Турция (Лазистан). Описан из Лазистана. 2n = ?

Этот вид был намечен для описания в Гербарии LE автором обработки рода для «Flora Europaea» — Й. Голубом (J. Holub), который, к сожалению, не успел его описать.

Subgen. 2. *Glyceria*. — Typus: *G. fluitans* (L.) R. Br.

Sect. 6. *Leptorhiza* Tzvel., 1971, Новости сист. высш. раст. 8 : 82. Typus: *G. leptorhiza* (Maxim.) Kom.

30. *G. borealis* (Nash) Batch., 1900, Proc. Manchester Inst. Arts Sci. 1 : 74. — *Panicularia borealis* Nash, 1897. — М. бореальный.

Сев. Америка (кроме Арктики, Мексики и юго-востока США). Описан из США (штат Мэн). 2n = 20 (Church, 1942; Bowden, 1960).

31. *G. chinensis* Keng ex Z. L. Wu, 1992, Acta Phytotax. Sin. 30, 2 : 174; Keng, 1959, l. c. : 251, fig. 205, descr. sin. — М. китайский.

Китай (юг и восток). Описан из Южн. Китая. 2n = ?

32. *G. formosensis* Ohwi, 1933, Acta Phytotax. et Geobot. (Kyoto) 2 : 164. — М. тайваньский.

Тайвань. Описан с Тайваня, изотип («Formosa: Nokogoe in Karenkocho, J. Ohwi N 3193») в LE. 2n = ?

33. *G. leptorhiza* (Maxim.) Kom., 1901, Тр. Петерб. бот. сада, 20 : 307. — *G. fluitans* var.? *leptorhiza* Maxim. 1859. — М. тонкокорневищный.

Россия (в бассейне Амура), Китай (в бассейне Амура). Описан с Амура. 2n = 20 (Соколовская, Пробатова, 1973).

Sect. 7. *Glyceria*. Typus: *G. fluitans* (L.) R. Br.

34. *G. depauperata* Ohwi, 1931, Bot. Mag. Tokyo, 45 : 381. — *G. leptorhiza* subsp. *depauperata* (Ohwi) Koyama, 1987. — М. обедненный.

Россия (Курильские острова: Итуруп), Япония. Описан из Японии (остров Хонсю). 2n = 20 (Tateoka, 1954; Соколовская, Пробатова, 1973).

35. *G. leptostachya* Buckn., 1862, Proc. Acad. Nat. Sci. Philad. 14 : 95. — М. узкоколосый.

Зап. Канада, запад США. Описан из США (штат Орегон). 2n = 40 (Church, 1942).

36. *G. arkansana* Fern., 1929, Rhodora, 31 : 49. — *G. septentrionalis* var. *arkansana* (Fern.) Steyerm. et Kučera, 1961. — М. арканзасский.

США (штаты Арканзас, Луизиана, Миссури и Техас). Описан из штата Арканзас. 2n = ?

37. **G. davyi (Merr.) Tzvel. comb. nov.** *Panicularia davyi* Merr., 1902, Rhodora, 4 : 145. — *G. leptostachya* auct. non Buckn. : Chase, 1950, in Hitchc., Manual Grass. Unit. Stat., ed. 2 : 83, p. p.; Soreng et al., 2003, l. c. : 474. — М. Деви.

США (Калифорния). Описан из штата Калифорния («Sonoma Co., marsh near Guerneville, 21 VII 1899, J. Burtt-Davy N 6005»). 2n = ?

Судя по имеющемуся в Гербарии LE образцу («Plants of California, Sonoma Co., near Sonoma, N 5606, 25 V 1902, A. Heller»), этот вид хорошо отличается от *G. leptostachya* более толстыми, восходящими и укореняющимися в узлах стеблями 80—110 см выс., более жесткими серовато-зелеными листьями и нижними цветковыми чешуями, густо покрытыми бугорковидными шипиками.

38. **G. texana Tzvel. sp. nov.** Culmi 50—130 cm alti, sat crassi. Laminae 3—8 mm lt., virides, supra valde scabrae. Ligulae 4—7 mm lg., vulgo laceratae. Paniculae 25—40 cm lg., angustae, ramis distantibus scabris. Spiculae 15—25 mm lg., 7—15-florae, subcylindricae, pallide virides. Glumae 2—2.3 et 3—3.7 mm lg. Lemmata 3.5—4.2 mm lg., dense scabra aculeolis tuberculiformibus. Paleae carinis anguste alatis. Antherae 0.9—1.2 mm lg. — Стебли 50—130 см дл., довольно толстые. Листовые пластинки 3—8 мм шир., зеленые, сверху сильно шероховатые. Язычки 4—7 мм дл., обычно разорванные. Метелки 25—40 см дл., узкие, с расставленными шерохова-

тыми веточками. Колоски 15—25 мм дл., с 7—15 цветками, почти цилиндрические, бледно-зеленые. Колосковые чешуи 2—2.3 и 3—3.7 мм дл. Нижние цветковые чешуи 3.5—4.2 мм дл., шероховатые от многочисленных бугорковидных шипиков. Верхние цветковые чешуи с узкокрылатыми килями. Пыльники 0.9—1.2 мм дл. — М. техасский.

Typus (тип): «Eastern Texas, ponds Hempstead, 2 VI 1872, N 783, E. Hall». — LE.

Affinitas (родство). A specie proxima — *G. arkansana* Fern., lemmatis longioribus et aculeolis tuberculiformibus dense tectis, nec non antheris 0.9—1.2 (non 0.4—0.6) mm lg. differt. — От близкого вида — *G. arkansana* отличается более длинными нижними цветковыми чешуями, густо покрытыми бугорковидными шипиками, а также пыльниками 0.9—1.2 (а не 0.4—0.6) мм дл.

США (штат Техас). Описан из штата Техас. 2n = ?

Считаем этот таксон вполне заслуживающим ранга самостоятельного вида.

39. *G. nemoralis* (Uechtr.) Uechtr. et Koern., 1866. Bot. Zeit. 24, 16 : 121. — *G. plicata* var. *nemoralis* Uechtr., 1863. — М. дубравный.

Вост. Европа (на севере до Литвы, Новгородской и Московской областей, на юге, исключая ее юго-вост. часть и Крым), Средняя Европа, Балканский п-ов, Кавказ, Сев.-Зап. Иран. Описан из Словакии. 2n = 20 (многие авторы).

В Гербарии LE имеется вероятный изотип или топотип этого вида: «In sylvosis ... am Trebnitz..., 21 VI 1863, leg. Uechtritz».

40. **G. holubii Tzvel. sp. nov.** *G. nemoralis* auct. non (Uechtr.) Uechtr. et Koern. : Kit Tan, 1985, l. c : 537. — Culmi 50—90 cm alti. Laminae 2.5—6 mm lt., sat rigidae, canescenti-virides, utrinque scabrae. Vaginae in parte superiore scabrae. Ligulae 3.5—7 mm lg., vulgo laceratae. Paniculae angustae et longae, 15—26 cm lg., multispiculatae, ramis laevibus, saepe distantibus. Spiculae 8—14 mm lg., 5—10-florae. Glumae 1.3—1.7 et 1.7—2.3 mm lg. Lemmata 2.6—3.3 mm lg., pallide-rosea, paulo scabriuscula, nervis intermediis minus evolutis et longe non attingentibus ad lemmatis apicem, apice distincte attenuata et 0.5—0.7 mm membranacea. Paleae lemmatis subaequales, carinis anguste alatis. Antherae 0.9—1.1 mm lg. — Стебли 50—90 см выс. Листовые пластинки 2.5—6 мм шир., довольно жесткие, серовато-зеленые, с обеих сторон шероховатые. Влагалища в верхней части шероховатые. Язычки 3.5—7 мм дл., обычно разорванные. Метелки узкие и длинные, 15—26 см дл., многоколосковые, с гладкими, часто расставленными веточками. Колоски 8—14 мм дл., с 5—10 цветками. Колосковые чешуи 1.3—1.7 и 1.7—2.3 мм дл. Нижние цветковые чешуи 2.6—3.3 мм дл., бледно-розовые, немного шероховатые, с менее развитыми и далеко не доходящими до верхушки чешуй промежуточными жилками, на верхушке ясно оттянутые и здесь на 0.5—0.7 мм перепончатые. Верхние цветковые чешуи почти равные нижним, по килям узкокрылатые. Пыльники 0.9—1.1 мм дл. — М. Голуба.

Typus (тип): «Turkey, prov. Tunceli: Ovacik-Hozat, 2000 m, flush in oak scrub, 22 VII 1957, Davis a. Hedge, N 31535». — LE.

Affinitas (родство). A specie proxima — *G. nemoralis* (Uechtr.) Uechtr. et Koern. lemmatis apice distincte attenuatis et late membranaceis, nec non foliis rigidioribus et angustioribus differt. — От близкого вида *G. nemoralis* отличается нижними цветковыми чешуями на верхушке ясно оттянутыми и широко перепончатыми, а также более жесткими и более узкими листьями.

Species in memoriam botanici czechice excellentis, auctoris elaborationis generis Glyceria in «Flora Europaea» — J. Holub denominata est. — Вид назван в память вы-

дающегося чешского ботаника, автора обработки рода *Glyceria* во «Flora Europaea» — Й. Голуба.

Турция. Описан из Турции. 2n = ?

41. *G. notata* Chevall., 1827, Fl. Envir. Paris, 2, 1 : 174. — *G. fluitans* subsp. *plicata* Fries, 1839. — *G. plicata* (Fries) Fries, 1842. — ?*G. acuminata* Schur, 1866. — *G. turcomanica* Kom., 1934. — *G. acutiuscula* H. Scholz, 1995. — М. замеченный, м. складчатый.

Почти вся Европа, кроме Арктики, Зап. Сибирь, кроме Арктики, Юго-Зап. Азия (включая Кавказ), Средняя Азия, Зап. Китай; заносное на юге Вост. Сибири и Дальнего Востока, в Канаде и США, Сев.-Зап. Африке, Центральной и Южной Америке, Новой Зеландии. Описан из Франции (окрестности Парижа). 2n = 40 (многие авторы).

Мы не смогли отличить от этого вида описанные с Копетдага и Кавказа виды *G. turcomanica* и *G. acutiuscula*. В Гербарии LE имеется тип первого из этих видов и образец второго вида («Зап. Предкавказье, дно карстовой воронки на известняковом плато близ биостанции Камышанова поляна, 15 IX 1994, Н. Цвелёв»), собранный одновременно и в том же самом месте, что и тип *G. acutiuscula*.

42. *G. declinata* Breb., 1859, Fl. Normand., ed. 3 : 354 — *G. cookei* Swallen, 1941. — *G. plicata* subsp. *declinata* (Breb.) Weeda, 1983. — *G. fluitans* subsp. *declinata* (Breb.) O. de Bolos, Masall. et Vigo, 1988. — М. наклоненный.

Белоруссия (окрестности Слуцка), указывается для Латвии и Литвы, Приатлантическая и Средняя Европа, юг Фенноскандии, заносное в Сев.-Зап. Африке, Австралии, Новой Зеландии, США, на Гавайских островах («Maui: Haleacala Crater, 2000 m, A. Hitchcock, N 14996» — LE). Описан из Франции (Нормандия). 2n = 20 (многие авторы).

43. *G. occidentalis* (Piper) J. C. Nels., 1919, Torreya, 19 : 224. — *Panicularia occidentalis* Piper, 1915. — М. западный.

Юго-Зап. Канада, Сев.-Зап. США. Описан из Канады (окрестности Ванкувера). 2n = 40 (Church, 1942).

44. *G. septentrionalis* Hitchc., 1906, Rhodora, 8 : 211. — М. северный.

Юго-Вост. Канада, вост. половина США. Описан из США (штат Нью-Джерси). 2n = 40 (Church, 1942).

45. *G. infirma* Ohwi, 1931, l. c. : 383. — М. непрочный.

Япония. Описан из Японии (окрестности Токио). 2n = ?

Образцов этого вида мы не видели, но, по-видимому, он близок к *G. septentrionalis* и *G. declinata*.

46. *G. spicata* (Biv.) Guss., 1845, Fl. Sic. Syn. 2 : 784. — *Poa spicata* Biv., 1838. — *Glyceria fluitans* subsp. *spicata* (Biv.) Husnot, 1899. — М. колосистый.

Пиренейский, Апеннинский и Балканский полуострова, Корсика и Сицилия, Алжир («Marais pres de L'Arach, VI 1837, N. Bove» — LE). — Описан из Сицилии. 2n = ?

47. *G. saltensis* Sulekic et Rugolo de Agrasar, 1998, Darwiniana, 35, 1—4 : 155. — М. салтинский.

Сев.-Зап. Аргентина. Описан из Аргентины. 2n = ?

Отличается от следующего вида более крупными (1.2—1.5 мм дл.) пыльниками.

48. *G. multiflora* Steud., 1854, l. c. : 285. — *G. fluitans* var. *stricta* Desv. 1854. — М. многоцветковый.

Чили, Аргентина, Уругвай. Описан из Чили. 2n = ?

В LE имеется вероятный изотип этого вида: «Herb. Fischer, Chili».

49. *G. fluitans* (L.) R. Br., 1810, Prodr. Fl. Nov. Holl. 1 : 179. — *Festuca fluitans* L., 1753. — *Glyceria integra* Dumort., 1823. — ? *G. denticulata* Dumort., 1823. — *G. fluitans* subsp. *poiformis* Fries, 1839. — М. плавающий.

Почти вся Европа, кроме Арктики и Крыма, Зап. Кавказ, Турция, заносное в Сибири, на востоке США и Канады, в Чили и Аргентине, Австралии и Новой Зеландии. Описан из Европы. 2n = 40 (многие авторы).

50. *G. insularis* C. E. Hubb., 1981, Bull. Brit. Mus. Nat. Hist. (Bot.) 8, 4 : 394. — М. островной.

Острова Тристан-да-Кунья. Описан с этих островов. 2n = ?

51. *G. australis* C. E. Hubb., 1935, Kew Bull. 1934 : 450. — М. австралийский.

Юго-Вост. Австралия и Тасмания. Описан из Австралии. 2n = ?

Sect. 8. Hemibromus (Steud.) Tzvel. comb. et stat. nov. — *Hemibromus* Steud., 1854. Syn. Pl. Glum. 1 : 317. Typus: *G. japonica* Steud.

52. *G. japonica* (Steud.) Miq., 1866, Ann. Mus. Bot. Lugd. Bat. 2 : 281. — *Hemibromus japonicus* Steud., 1854. — *Glyceria acutiflora* auct. non Torr. : Ohwi, 1965, Fl. Japan : 166. — М. японский.

Япония, п-ов Корея (о-в Чеджудо, бывш. Квельпарт). Описан из Японии. 2n = 20 (Tateoka, 1954).

От американского *G. acutiflora* отличается более мелкими (0.8—1.2, а не 1.5—2.2 мм дл.) пыльниками, более низкими и более тонкими стеблями, а также хромосомным числом.

53. **G. potaninii Tzvel. sp. nov.** — *G. acutiflora* auct. non Torr. : Keng, 1959, l. c. : 252, fig. 206. — Culmi 40—80 cm alti, innovationibus in parte inferiore adscendentibus vel repentibus, prope basin 2.5—5 mm crassis. Laminae 3—5 mm lt., planae, supra paulo canescentes et sublaeves. Ligulae 3—6 mm lg. Paniculae angustae, vulgo interruptae, ramis brevissimis sublaevibus. Spiculae 2—3.5 cm lg., floribus 7—13, valde distantibus. Glumae 2.3—3 et 4—5 mm lg. Lemmata 7—8.5 mm lg., sublaevia, nervis ad lemmatis basin exsertis. Paleae lemmatis 1—1.5 mm longiores, apice bifidae, carinis angustissime alatis. Antherae 1—1.2 mm lg. — Стебли 40—80 см выс., с вегетативными побегами в нижней части восходящими или ползучими, близ основания 2.5—5 мм толщ. Пластинки листьев 3—5 мм шир., плоские, сверху немного сероватые и почти гладкие. Язычки 3—6 мм дл. Метелки узкие, обычно прерывистые, с очень короткими почти гладкими веточками. Колоски 2—3.5 мм дл., с 7—13 сильно расставленными цветками. Колосковые чешуи 2.3—3 и 4—5 мм дл. Нижние цветковые чешуи 7—8.5 мм дл., почти гладкие, с выступающими близ основания чешуй жилками. Верхние цветковые чешуи на 1—1.5 мм длиннее нижних, на верхушке двураздельные, с очень узко крылатыми килями. Пыльники 1—1.2 мм дл. — М. Потанина.

Typus: (тип): «Китай, пров. Сы-чуань, между Пей-чжан и Я-Чжоу, в стоячей воде, 27 III 1893, Г. Н. Потанин» — LE.

Affinitas (родство). A speciebus proximis — *G. acutiflora* Torr. et *G. japonica* (Steud.) Miq. foliorum laminis supra sublaevibus (non valde scabris) differt, nec non a specie *G. japonica* culmis crassioribus, caespites non formantibus, a specie *G. acutiflora* antheris brevioribus differt. — От близких видов — *G. acutiflora* и *G. japonica* отличается почти гладкими (а не сильно шероховатыми) сверху листовыми пластинками, а также от *G. japonica* отличается более толстыми, не образующими дерновин стеблями, а от *G. acutiflora* — более короткими пыльниками.

Species in memoriam collectoris Asiae Centralis investigatoris excellentis G. N. Potaninii denominata est.

Вид назван в память его коллектора — выдающегося ученого и путешественника по Центральной Азии Г. Н. Потанина.

Китай (юго-восток). Описан из Китая. 2n = ?

54. *G. acutiflora* Torr., 1823, Fl. North. Middle Unit. Stat. 1 : 104. — М. остречешуйный.

Юго-Вост. Канада, северо-восток США. Описан из США (сев.-вост. штаты). 2n = 40 (Church).

Subgen. 3. Porrotheranthe (Steud.) Tzvel. comb. et stat. nov. *Porrotheranthe* Steud., 1854, l. c. : 287. Typus: *G. drummondii* (Steud.) C. E. Hubb.

55. *G. drummondii* (Steud.) C. E. Hubb., 1935, l. c. 450. — *Porrotheranthe drummondii* Steud., 1854. — М. Друммонда.

Юго-Зап. Австралия. Описан из Австралии. 2n = ?

Изотип этого очень оригинального вида («Australia, ad fl. Cygnorum, J. Drummond, N 390») имеется в Гербарии LE. Это небольшой (20—35 см выс.) малолетник с наплывающими на воду ползучими побегами и почти колосовидным немногоколосковым общим соцветием. Колосковые чешуи почти полностью редуцированы.

МЕЖВИДОВЫЕ ГИБРИДЫ

1. *G.* × *digenea* Domin, 1943, Acta Bot. Bohem. 14 : 163 = *G. fluitans* × *G. maxima.*

2. *G.* × *gatianensis* Bowden, 1960, Canad. Journ. Bot. 38 : 126 = *G. melicaria* × × *G. striata.* 2n = 30 (Bowden, 1960).

3. *G.* × *hulteniana* A. Löve, 1954, Svensk Bot. Tidskr. 48, 1 : 218 = *G. grandis* × × ? *G. pulchella. G. grandis* var. *komarovii* Kelso, 1934, Rhodora, 36 : 266. 2n = 40 (A. Löve, 1954).

4. *G.* × *ottawensis* Bowden, 1960, l. c. : 127 = *G. canadensis* × *G. striata.* 2n = 42 (Bowden, 1960).

5. *G.* × *orientalis* Kom., 1914, Feddes Repert. 13 : 162 = *G. lithuanica* × *G. alnasteretum.*

6. *G.* × *pedicillata* Towns., 1853, Trans. Bot. Soc. Edinburgh, 4 : 27. = *G. fluitans* × *G. notata.* — Довольно обычный в Европе гибрид с 2n = 40. Имеет узкие, но длинные стерильные колоски с нераспадающейся на одноцветковые членики осью.

7. *G.* × *tokitana* Masumura, 1989, Acta Phytotax. Geobot. (Kyoto), 40, 5—6 : 165. = = *G. ischyroneura* × *G. leptolepis.* 2n = 30.

1. Верхние цветковые чешуи на верхушке с 2 остриями, на 0.8—2.5 мм превышающими верхушку нижних цветковых чешуй, которые 6—9 мм дл. . . . . 2.
+ Верхние цветковые чешуи на верхушке без острий, реже с 2 остриями, не превышающими или менее чем на 0.7 мм превышающими верхушку нижних цветковых чешуй . . . . 5.
2. Колоски почти все сидячие в колосовидной немногоколосковой кисти с сильно редуцированными колосковыми чешуями (они 0.5—1.5 и 1—2 мм дл.). Стебли тонкие, 20—35 см выс. Листья 1—3 мм шир. Австралия . . . . 55. *G. drummondii.*
+ Колоски на ножках в разветвленной, но довольно узкой метелке. Колосковые чешуи много более крупные . . . . 3.
3. Пыльники 1.5—2.2 мм дл. Стебли 50—100 см выс., довольно толстые и обычно у основания восходящие. Листья 3—6 мм шир. Восток Сев. Америки . . . . 54. *G. acutiflora.*
+ Пыльники 0.8—1.2 мм дл. . . . . 4.
4. Стебли 30—60 см выс., довольно тонкие (у основания 1.5—2.5 мм толщ.) и часто образующие дерновины. Листья 1.5—3.5 мм шир., сверху по жилкам шероховатые. Япония . . . 52. *G. japonica*
+ Стебли 40—80 см выс., более толстые (у основания 2.5—5 мм толщ.), обычно не образующие дерновин. Листья 3—5 мм шир., сверху почти гладкие. Юго-Вост. Китай . . . . . 53. *G. potaninii.*
5(1). Все или почти все колоски в метелке более 8 мм дл., с 6—15 цветками. Метелки обычно длинные, но узкие и часто прерывистые, с короткими веточками. Язычки очень тонкие и часто разорванные или сминающиеся на верхушке, обычно более 2.5 мм дл. . . . . 6.
+ Все или почти все колоски в метелке менее 8 мм дл., с 3—7(9) цветками. Метелки обычно раскидистые и рыхлые, реже сжатые и густые. Язычки более плотные и обычно цельные, часто короче 3 мм дл. . . . . 27.
6. Пыльники 0.5—0.8 мм дл. . . . . 7.
+ Пыльники более 0.8 мм дл. . . . . 14.
7. Влагалища листьев сильно шероховатые от шипиков. Язычки 1.3—2 мм дл., цельные. Метелки 10—20 мм дл., рыхловатые, с почти гладкими веточками. Нижние цветковые чешуи 3.6—4.2 мм дл., лишь по жилкам слабо шероховатые; верхние цветковые чешуи по килям без крыла . . . . 32. *G. formosensis.*
+ Влагалища листьев гладкие . . . . 8.
8. Нижние цветковые чешуи 3.7—4.5 мм дл. . . . . 9.
+ Нижние цветковые чешуи 2.6—3.7 мм дл. . . . . 10.
9. Листья 1.5—3 мм шир. Стебли 30—60 см выс. Нижние цветковые чешуи 4—4.3 мм дл., лишь по жилкам слабо шероховатые; верхние цветковые чешуи по килям без крыльев. Колосковые чешуи 1.7—2.2 и 2.7—3.2 мм дл. Вост. Китай . . . . 31. *G. chinensis.*
+ Листья 4—12 мм шир. Стебли 50—80 см выс. Нижние цветковые чешуи 3.7—4.5 мм дл., по всей поверхности шероховатые; верхние цветковые чешуи по килям с узким крылом. Колосковые чешуи 2—3.5 и 3—4.5 мм дл. Юг Южн. Америки . . . . 48. *G. multiflora.*
10. Верхние цветковые чешуи по килям без крыльев. Нижние цветковые чешуи лишь по жилкам слабо шероховатые, на верхушке широкоперепончатые. Сев. Америка . . . . 30. *G. borealis.*
+ Верхние цветковые чешуи по килям с узким крылом. Нижние цветковые чешуи по всей поверхности шероховатые от шипиков, на верхушке узкоперепончатые . . . . 11.
11. Верхние колосковые чешуи 1.8—2.5 мм дл. . . . . 12.
+ Верхние колосковые чешуи 2.6—3.3 мм дл. Сев. Америка . . . . 13.
12. Веточки метелок почти гладкие. Метелки 10—25 см дл. Листья 2—4 мм шир. Вост. Азия . . . . 34. *G. depauperata.*
+ Веточки метелок шероховатые. Метелки 20—40 см дл. Листья 3—8 мм шир. Запад Сев. Америки . . . . 35. *G. leptostachya.*
13. Нижние цветковые чешуи покрыты тонкими щетинковидными шипиками. Колосковые чешуи 2—2.5 и 2.7—3.3 мм дл. Веточки метелок слабошероховатые . . . . 36. *G. arkansana.*
+ Нижние цветковые чешуи покрыты бугорковидными шипиками. Колосковые чешуи 1.3—1.6 и 2.6—3.2 мм дл. Веточки метелок довольно сильно шероховатые . . . . 37. *G. davyi.*
14(6). Промежуточные жилки нижних цветковых чешуй по обеим сторонам от средней жилки слабо развиты и доходят только до 2/3 длины чешуй от их основания. Нижние цветковые чешуи 2.6—3.6 мм дл., лишь по жилкам слабошероховатые. Пыльники 0.8—1.1 мм дл. Язычки обычно разорванные на узкие дольки . . . . 15.
+ Промежуточные жилки нижних цветковых чешуй по обеим сторонам от средней жилки развиты примерно одинаково со следующей за ними парой жилок . . . . 16.
15. Нижние цветковые чешуи обычно зеленоватые, на верхушке на 0.2 мм дл. перепончатые. Колосковые чешуи 2—2.5 и 2.7—3.2 мм дл. Европа, Кавказ, Сев.-Зап. Иран . . . 39. *G. nemoralis.*
+ Нижние цветковые чешуи обычно розовато-фиолетовые, на верхушке на 0.5—0.7 мм дл. перепончатые. Колосковые чешуи 1.3—1.7 и 1.7—2.3 мм дл. Сев. Турция . . . . 40. *G. holubii.*

16. Пыльники 1.6—3 мм дл. Нижние цветковые чешуи 4.5—10 мм дл. . . . . 17.
+ Пыльники до 1.6 мм дл. . . . . 18.
17. Пыльники 1.6—2.5 мм дл. Нижние цветковые чешуи 4.5—7 мм дл. Ось колосков в сухом состоянии прямая. Верхние цветковые чешуи постепенно суженные к верхушке. Европа; заносное в других странах . . . . 49. *G. fluitans*.
+ Пыльники 2.5—3 мм дл. Нижние цветковые чешуи 6—10 мм дл. Ось колосков в сухом состоянии зигзаговидно согнутая. Верхние цветковые чешуи довольно внезапно суженные к оттянутой верхушке. Австралия и Тасмания . . . . 51. *G. australis*.
18. Верхушки верхних цветковых чешуй у большинства цветков на 0.2—0.6 мм выступают над верхушкой нижних цветковых чешуй . . . . 19.
+ Верхушки верхних цветковых чешуй у всех, реже у большинства цветков не выступают над верхушкой нижних цветковых чешуй . . . . 21.
19. Пыльники 1.3—1.6 мм дл. Нижние цветковые чешуи 3.5—4.3 мм дл., на верхушке цельные. Восток Сев. Америки . . . . *G. septentrionalis*.
+ Пыльники 0.8—1 мм дл. . . . . 20.
20. Нижние цветковые чешуи 4—4.6 мм дл., на верхушке обычно туповато трехзубчатые. Европа; заносное в других странах . . . . 42. *G. declinata*.
+ Нижние цветковые чешуи 4.5—5 мм дл., на верхушке цельные. Япония . . . . 45. *G. infirma*.
21. Верхние цветковые чешуи по килям без крыла. Нижние цветковые чешуи 3—3.8 мм дл., лишь по жилкам слабошероховатые. Пыльники 1.2—1.6 мм дл. Растение 20—50 см выс. с листьями 1.5—3 мм шир. и с очень тонкими корневищами. Вост. Азия . . . . *G. leptorhiza*.
+ Верхние цветковые чешуи по килям с узким, но хорошо заметным крылом. Нижние цветковые чешуи 3.5—4.8 мм дл., сильношероховатые . . . . 22.
22. Метелки 30—50 см дл. с шероховатыми веточками. Пыльники 0.9—1.3 мм дл. Стебли 50—130 см выс. Листья 3—12 мм шир. Сев. Америка . . . . 23.
+ Метелки с гладкими или почти гладкими веточками . . . . 24.
23. Нижние цветковые чешуи 3.5—4.2 мм дл., покрытые бугорковидными шипиками. Колосковые чешуи 2—2.3 и 3—3.7 мм дл. . . . . 38. *G. texana*.
+ Нижние цветковые чешуи 4—4.8 мм дл., покрытые щетинковидными шипиками. Колосковые чешуи 1.2—1.5 и 2—2.5 мм дл. . . . . 43. *G. occidentalis*.
24. Колосковые чешуи 2.6—7.5 и 4.5—8 мм дл. . . . . 25.
+ Колосковые чешуи 1.2—2.6 и 1.7—4.5 мм дл. . . . . 26.
25. Нижние цветковые чешуи 3.7—5 мм дл. Пыльники 1.2—1.5 мм дл. Метелки 25—50 см дл. Листья 2.5—6 мм шир. Юг Южн. Америки . . . . 47. *G. saltensis*.
+ Нижние цветковые чешуи 6—7.5 мм дл. Пыльники 1.3—1.8 мм дл. Метелки 12—25 см дл. Листья 4—10 мм шир. Острова Тристан-да-Кунья . . . . 50. *G. insularis*.
26. Нижние цветковые чешуи 3.2—4.3 мм дл. Колосковые чешуи 1.2—2.2 и 1.7—3.5 мм дл. Пыльники 0.8—1.2 мм дл. Боковые колоски на довольно длинных ножках. Умеренно теплые области Евразии; заносное в других странах . . . . 41. *G. notata*.
+ Нижние цветковые чешуи 4.5—6 мм дл. Колосковые чешуи 2—2.6 и 3—3.6 мм дл. Пыльники 1.1—1.6 мм дл. Боковые колоски почти сидячие. Южн. Европа, Сев. Африка . . . . . 46. *G. spicata*.
27(5). Нижние цветковые чешуи продолговатые или эллиптические, в верхней части суженные. Верхние цветковые чешуи продолговатые или ланцетные со слабо согнутыми килями. Метелки во время цветения широко раскидистые . . . . 28.
+ Нижние цветковые чешуи яйцевидные, обычно почти от середины суживающиеся к верхушке. Верхние цветковые чешуи яйцевидные до почти округлых, с дуговидно согнутыми килями. Метелки от широко раскидистых до узких и сжатых . . . . 39.
28. Нижние цветковые чешуи 3.7—5.2 мм дл. Листья жесткие, 2—6 мм шир. Веточки метелки шероховатые. Стебли 60—120 см выс. . . . . 29.
+ Нижние цветковые чешуи менее 3.6 мм дл. . . . . 30.
29. Колосковые чешуи 2.5—3.4 и 3—4.5 мм дл. Пыльники 1.3—2 мм дл. Сев. Азия . . . 8. *G. spiculosa*.
+ Колосковые чешуи почти одинаковой длины, 3.8—5.2 мм дл. Пыльники 0.9—1.2 мм дл. Сев.-Вост. Китай . . . . 9. *G. longiglumis*.
30. Тычинки 2 с пыльниками 0.5—0.7 мм дл. Стебли 50—150 см выс. . . . . 31.
+ Тычинки 3; пыльники часто более крупные . . . . 32.
31. Язычки листьев более 1 мм дл. Нижние цветковые чешуи 2.5—3.6 мм дл. Веточки метелок обычно слабошероховатые. Сев. Азия, Сев.-Вост. Европа, Сев.-Зап. Кавказ, Сев. Турция . . . . 11. *G. lithuanica*.
+ Язычки листьев 0.3—0.8 мм дл. Нижние цветковые чешуи 2.8—4 мм дл. Веточки метелок сильношероховатые. Вост. Азия . . . . 12. *G. leptolepis*.
32. Нижние цветковые чешуи 2.8—3.6 мм дл., по выступающим жилкам с относительно крупными, хорошо заметными даже при слабом увеличении шипиками. Колосковые чешуи 2—2.7 и 2.5—3.5 мм дл. Веточки часто (но далеко не всегда!) довольно густых метелок шероховатые.

Пыльники 1.2—2 мм дл. Европа, Зап. Сибирь, Зап. Кавказ, Турция; заносное в Вост. Канаде и Новой Зеландии . . . . 7. *G. maxima*.
+ Нижние цветковые чешуи по слабо выступающим жилкам с очень мелкими, заметными лишь при сильном увеличении шипиками. Колосковые чешуи и пыльники чаще более мелкие . . . . 33.
33. Нижние цветковые чешуи 3.3—3.7 мм дл. Колосковые чешуи 1.8—2.5 и 2.3—3.5 мм дл. Пыльники 0.9—1.2 мм дл. Веточки метелок почти гладкие. Листья 3—9 мм шир. Вост. Азия . . . . 10. *G. alnasteretum*.
+ Нижние цветковые чешуи менее 3.3 мм дл. . . . . 34.
34. Колосковые чешуи 2.3—2.7 и 2.8—3.2 мм дл. Нижние цветковые чешуи 2.7—3.2 мм дл. Веточки метелок по всей длине сильношероховатые. Вост. Азия . . . . 4. *G. effusa*.
+ Колосковые чешуи 1.2—2.2 и 1.3—2.6 мм дл. . . . . 35.
35. Стебли довольно тонкие, 50—100 см выс. Метелки 10—25 см дл., с относительно немногочисленными колосками на менее многочисленных (обычно по 2—4) шероховатых веточках. Пыльники 0.9—1 мм дл. Колосковые чешуи 1.8—2.2 и 2.3—2.6 мм дл. Нижние цветковые чешуи 2.5—3.2 мм дл. Северо-запад Сев. Америки . . . . 2. *G. pulchella*.
+ Стебли более толстые, 70—150 см выс. Метелки обычно 20—40 см дл., с многочисленными, гладкими или слабошероховатыми веточками . . . . 36.
36. Пыльники 0.7—0.9 мм дл. Нижние цветковые чешуи 1.8—2.5 мм дл. Колосковые чешуи 1.2—1.7 и 1.6—2.3 мм дл. Сев. Америка; заносное в Европе (в том числе на юге Карелии) . . . . 1. *G. grandis*.
+ Пыльники 0.9—1.5 мм дл. Нижние цветковые чешуи 2.2—3.3 мм дл. . . . . 37.
37. Метелки в очертании эллипсоидальные, с относительно короткими (особенно нижними) по сравнению с общей длиной метелки веточками. Колоски на веточках немногочисленные, обычно 6—8 мм дл., с 5—9 цветками. Листья 2.2—7 мм шир. Сев.-Вост. Азия . . . . . 5. *G. amurensis*.
+ Метелки в очертании более или менее пирамидальные, с длинными, обычно многоколосковыми веточками. Колоски с 3—7 цветками . . . . 38.
38. Нижние цветковые чешуи 2.2—2.8 мм дл. Колосковые чешуи 1.5—2 и 1.8—2.5 мм дл. Пыльники 0.9—1.2 мм дл. Сев. Азия, Средний Урал . . . . 3. *G. triflora*.
+ Нижние цветковые чешуи 2.5—3.2 мм дл. Колосковые чешуи 0.8—1.7 и 1.3—2.2 мм дл. Пыльники 1—1.5 мм дл. Юг Вост. Европы, Кавказ, Балканский п-ов, Румыния . . . . . 6. *G. arundinacea*.
39(27). Верхние цветковые чешуи на верхушке немного оттянутые, почти равные по длине нижним цветковым чешуям. Тычинки 3 с пыльниками 0.5—1.2 мм дл. Метелки обычно узкие с короткими веточками. Растения Азии . . . . 40.
+ Верхние цветковые чешуи не оттянутые на верхушке, часто короче нижних цветковых чешуй. Тычинки 2 или 3 с пыльниками 0.3—0.7 мм дл. Растения Америки, но заносятся в Европу . . . 46.
40. Нижние цветковые чешуи 3.2—3.5 мм дл. Колосковые чешуи 1.7—2.2 и 2.3—3 мм дл. Верхние цветковые чешуи по килям относительно слабосогнутые. Стебли 50—100 см выс., в нижней части восходящие, 4—5 мм толщ. Листья 3—6 мм шир. Курильские острова . . . . 24. *G. voroschilovii*.
+ Нижние цветковые чешуи 2—3.2 мм дл. . . . . 41.
41. Нижние цветковые чешуи 2—2.3 мм дл. Колосковые чешуи 0.5—1 и 1—1.6 мм дл. Пыльники 0.5—0.6 мм дл. Стебли 40—80 см выс. Листья 3.5—6 мм шир. Кавказ (Талыш), Сев. Иран . . . . 28. *G. caspia*.
+ Нижние цветковые чешуи 2.3—3.2 мм дл. . . . . 42.
42. Пыльники 0.9—1.2 мм дл. Нижние цветковые чешуи 2.9—3.2 мм дл. Колосковые чешуи 1—1.5 и 1.8—2.3 мм дл. Стебли 50—150 см выс. Листья 3—7 мм шир. Юго-Вост. Китай . . . . 26. *G. ovatiflora*.
+ Пыльники 0.5—0.8 мм дл. . . . . 43.
43. Стебли 70—150 см выс. Листья 4—10 мм шир. . . . . 44.
+ Стебли 40—60 см выс. Листья 1.5—4 мм шир. Нижние цветковые чешуи 2.5—3 мм дл. . . . . . 45.
44. Метелки обычно зеленоватые, 30—50 см дл., узкие и длинные. Колоски с 6—9 цветками, 6—8 мм дл. Нижние цветковые чешуи 2.5—3 мм дл. Япония . . . . 23. *G. ischyroneura*.
+ Метелки обычно розовато-фиолетовые, 20—35 см дл., довольно узкие. Колоски с 5—7 цветками, 4—6 мм дл. Нижние цветковые чешуи 2.3—2.7 мм дл. Сев. Турция . . . . . 29. *G. lazistanica*.
45. Веточки метелок более или менее шероховатые. Колосковые чешуи 0.5—1.5 и 1.3—1.8 мм дл. Пыльники 0.5—0.7 мм дл. Южн. Курилы, Япония, Корея . . . . 25. *G. probatovae*.
+ Веточки метелок гладкие. Колосковые чешуи 1.2—1.5 и 1.8—2.5 мм дл. Пыльники 0.7—0.8 мм дл. Гималайские горы и горы Афганистана . . . . 27. *G. tonglensis*.
46(39). Метелки более или менее сжатые, с короткими веточками. Восток Сев. Америки . . . . . 47.
+ Метелки во время цветения широко раскидистые, с длинными веточками . . . . 48.
47. Нижние цветковые чешуи 3—3.5 мм дл. Колосковые чешуи 1.4—1.6 и 1.8—2.2 мм дл. Пыльники 0.6—0.7 мм дл. Метелки узкоэллипсоидальные, густые и многоколосковые, 5—15 см дл., с почти гладкими веточками . . . . 21. *G. obtusa*.

+ Нижние цветковые чешуи 2—2.5 мм дл. Колосковые чешуи 1—1.5 и 1.8—2.3 мм дл. Пыльники 0.5—0.6 мм дл. Метелки узкие и рыхлые, 15—25 см дл., с шероховатыми веточками . . . . 22. *G. melicaria*.

48. Веточки метелок гладкие. Нижние цветковые чешуи 2.3—2.5 мм дл. Пыльники 0.4—0.6 мм дл. Колосковые чешуи 1.4—1.5 и 1.4—1.7 мм дл. Стебли 70—100 см выс. Колумбия . . . . 16. *G. colombiana*.

+ Веточки метелок сильношероховатые от шипиков . . . . 49.

49. Нижние цветковые чешуи с едва выступающими жилками, почти гладкие. Стебли 50—200 см выс. Листья 3—8 мм шир. Восток Сев. Америки . . . . 50.

+ Нижние цветковые чешуи с выступающими шероховатыми жилками . . . . 51.

50. Метелки широко раскидистые, часто с поникающими веточками. Колосковые чешуи 1.7—2.2 и 2.7—3.2 мм дл. . . . . 18. *G. canadensis*.

+ Метелки менее раскидистые, но с более многочисленными и более мелкими колосками. Колосковые чешуи 1.4—1.7 и 1.8—2.3 мм дл. . . . . 25. *G. laxa*.

51. Нижние цветковые чешуи 2.3—2.7 мм дл. Стебли 100—200 см выс. Язычки 0.7—1.2 мм дл. Листья 5—10 мм шир. Метелки 20—30 см дл. Восток США . . . . 20. *G. nubigena*.

+ Нижние цветковые чешуи 1.3—2.3 мм дл. Язычки 1—3 мм дл. . . . . 52.

52. Листья 6—12 мм шир. Стебли 80—120 см выс. Нижние цветковые чешуи 1.5—2 мм дл. Пыльники 0.6—0.7 мм дл. Колосковые чешуи 0.8—1.3 и 1.2—1.6 мм дл. Запад Сев. Америки . . . . 17. *G. elata*.

+ Листья 2—6 мм шир. Стебли 40—120 см выс. . . . . 53.

53. Нижние цветковые чешуи 1.9—2.3 мм дл. Пыльники 0.5—0.7 мм дл. Мексика, Антильские острова . . . . 15. *G. mexicana*.

+ Нижние цветковые чешуи 1.3—2 мм дл. Пыльники 0.3—0.5 мм дл. Сев. Америка . . . . 54.

54. Метелки широко раскидистые с длинными тонкими веточками. Стебли 50—120 см выс. Листья довольно мягкие, зеленые. Колоски обычно зеленоватые. Нижние цветковые чешуи 1.3—1.7 мм дл. . . . . 13. *G. striata*.

+ Метелки менее раскидистые с более короткими веточками обычно по 2—3 в узлах. Стебли 40—80 см выс. Листья более жесткие, сверху серовато-зеленые. Колоски обычно розовато-фиолетовые. Нижние цветковые чешуи 1.6—2 мм дл. 14. *G. neogaea*.

СПИСОК ВИДОВ, ОШИБОЧНО ВКЛЮЧАВШИХСЯ В РОД *GLYCERIA*

(родовое название *Puccinellia* сокращено до «Р.»)

1. *G. airoides* (Koel.) Reichenb., 1829 = *Catabrosa aquatica* (L.) P. Beauv.
2. *G. airoides* (Nutt.) Fries, 1841 = *P. nuttaliana* (Schult.) Hitchc.
3. *G. albidiflora* De Wild., 1924 = *Glycine albidiflora* De Wild. (ошибка в «Index Kewensis»).
4. *G. airoides* Steud., 1854 = *Eragrostis multicaulis* Steud.
5. *G. algida* (Soland.) Hartm., 1849 = *Phippsia algida* (Soland.) R. Br.
6. *G. angustata* (R. Br.) Fries, 1843 = *P. angustata* (R. Br.) Rand. et Redf.
7. *G. antarctica* Speg., 1896 = *P. magellanica* (Hook. f.) Parodi.
8. *G. aquatica* (L.) J. et C. Presl, 1819 = *Catabrosa aquatica* (L.) P. Beauv.
9. *G. arctica* Hook., 1840 = *P. arctica* (Hook.) Fern. et Weath.
10. *G. arundinacea* (Roem. et Schult.) Fries, 1839 = *Scolochloa festucacea* (Willd.) Link.
11. *G. australasiaca* Steud. = *Eragrostis australasiaca* (Steud.) C. E. Hubb.
12. *G.* × *baltica* Lindeb., 1898 = *P. maritima* (Huds.) Parl. × *P. capillaris* (Liljebl.) Jansen.
13. *G. baumgarteniana* Schur, 1866 = ? *Bromopsis* sp.
14. *G. borreri* (Bab.) Smith et Sowerby, 1843 = *P. fasciculata* (Torr.) Bickn.
15. *G. brevifolia* Schult., 1824 = *Triplasis purpurea* (Walt.) Chapm.
16. *G. bulbosa* Buckl., 1862 = *Melica geyeri* Munro.
17. *G. californica* Beetle, 1946 = *Torreyochloa pauciflora* (J. Presl) Church.
18. *G. canbyi* Scribn., 1883 = *Poa secunda* C. Presl.
19. *G. capillaris* (Liljebl.) Wahl., 1820 = *P. capillaris* (Liljebl.) Jansen.

20. *G. catabrosa* Klatt et Richt., 1830 = *Catabrosa aquatica* (L.) Beauv.
21. *G. conferta* Lange, 1877 = *P. capillaris* (Liljebl.) Jansen.
22. *G. conferta* Fries, 1839 = *P. fasciculata* (Torr.) Bickn.
23. *G. convoluta* (Hornem.) Fries, 1842 = *P. convoluta* (Hornem.) Hayek.
24. *G. delawarica* (Link) Heynh., 1840 = *P. fasciculata* (Torr.) Bickn.
25. *G. distans* (Jacq.) Wahl., 1820 = *P. distans* (L.) Parl.
26. *G. dusenii* Lindeb., 1898 = *P. maritima* × *P. capillaris*.
27. *G. erecta* Hitchc., 1912 = *Torreyochloa erecta* (Hitchc.) Church.
28. *G. expansa* Crep., 1866 = *P.* sp.
29. *G. explanata* Lindeb., 1898 = *P. maritima* (Huds.) Parl.
30. *G. fernaldii* (Hitchc.) St. John, 1917 = *Torreyochloa fernaldii* (Hitchc.) Church.
31. *G. festuciformis* (Host) Steud., 1854 = *P. festuciformis* (Host) Parl.
32. *G. flava* Scribn. ex Farw., 1904 = *Torreyochloa pallida* (Torr.) Church.
33. *G. fordeana* (F. Muell.) Benth., 1978 = *Poa fordeana* F. Muell.
34. *G. foucaudii* Coste, 1906 = *P. maritima* (Huds.) Parl.
35. *G. fuegiana* Speg., 1896 = *P. magellanica* (Hook. f.) Parodi.
36. *G. fulva* (Trin.) Fries, 1845 = *Arctophila fulva* (Trin.) Anderss.
37. *G. glaucescens* (Phil.) Benth., 1881 = *P. glaucescens* (Phil.) Parodi.
38. *G. glumaris* (Trin.) Griseb., 1852 = *Poa eminens* C. Presl.
39. *G. gracilis* Palibin, 1903 = *P. palibinii* Sorens.
40. *G. gussonii* Nym., 1855 = ? *P. distans* (Jacq.) Parl.
41. *G. humilis* (Bieb.) Heynh., 1840 = *Catabrosella humilis* (Bieb.) Tzvel.
42. *G. intermedia* Klinggr., 1848 = *P. capillaris* (Liljebl.) Jansen.
43. *G. intricata* Crep., 1866 = *P. limosa* (Schur) Holmb.
44. *G.* × *jansenii* Fourn., 1946 = *P. distans* × *P. maritima*.
45. *G. kjellmannii* Lange ex Kihlm. et Lundstr., 1882 = *P. vahliana* (Liebm.) Scribn. et Merr.
46. *G. langeana* Berlin, 1884 = *P. langeana* (Berlin) Sorens.
47. *G. latispicea* (F. Muell.) Benth. = ? *Festuca latispicea* F. Muell.
48. *G. lemmonii* Vasey, 1886 = *P. lemmonii* (Vasey) Scribn.
49. *G. leptophylla* Steud., 1854 = *P. tenuifolia* (Boiss. et Reut.) Lindb.
50. *G. leptostachys* Speg., 1896 = *P. biflora* (Steud.) Parodi.
51. *G.* × *loliacea* (Huds.) Godr., 1844 = × *Schedolium loliaceum* (Huds.) Holub.
52. *G. magellanica* (Hook. f.) Benth. = *P. magellanica* (Hook. f.) Parodi.
53. *G. maritima* (Huds.) Wahl., 1820 = *P. maritima* (Huds.) Parl.
54. *G. micrantha* Steud., 1854 = *Eragrostis japonica* (Thunb.) Trin.
55. *G. microtheca* Buckl., 1862 = *Torreyochloa pauciflora* (C. Presl) Church.
56. *G. minuta* Steud., 1854 = *Festuca parvula* Kunth.
57. *G. minutula* Fouc. ex Rouy, 1913 = *P. distans* (Jacq.) Parl.
58. *G. montana* Buckl., 1862 = *P. nuttaliana* (Schult.) Hitchc.
59. *G. natans* Kom., 1914 = *Torreyochloa natans* (Kom.) Church.
60. *G. neesii* Steud., 1854 = *P. angusta* (Nees) Smith.
61. *G. novae-zealandiae* Petrie, 1901 = *P. novae-zealandiae* (Petrie) Allan et Jansen.
62. *G. nutkaensis* (C. Presl) Fries, 1843 = *P. nutkaensis* (C. Presl) Fern. et Weath.
63. *G. ochroleuca* (Dumort.) Guss., 1854 = *Catabrosa aquatica* (L.) Beauv.
64. *G. otisii* Hitchc., 1934 = *Torreyochloa otisii* (Hitchc.) Church.
65. *G. pallida* (Torr.) Trin., 1836 = *Torreyochloa pallida* (Torr.) Church.
66. *G. palustris* Lange, 1853 = *P. arctica* (Hook.) Fern. et Weath.
67. *G. parlatorei* Beguin., 1908 = *P. limosa* (Schur) Holmb.
68. *G. pauciflora* C. Presl, 1830 = *Torreyochloa pauciflora* (C. Presl) Church.

69. *G. paupercula* Holm, 1907 = *P. langeana* (Berlin) Sorens.
70. *G. pendulina* Laest., 1833 = *Arctophila fulva* (Trin.) Anderss.
71. *G. pensylvanica* (Spreng.) Heinh., 1840 = *Sphenopholis nitida* (Biehl.) Scribn.
72. *G. permixta* Guss., 1842 = *P. fasciculata* (Torr.) Bickn.
73. *G. pilosa* Steud., 1854 = *Eragrostis* sp.?
74. *G. poaeoides* Stapf ex Hook. f., 1897 = *P. stapfiana* Stew.
75. *G. procumbens* (Curtis) Dumort., 1823 = *Pseudosclerochloa rupestris* (With.) Tzvel.
76. *G. pseudo-distans* Crep., 1866 = *P. pseudo-distans* (Crep.) Jans. et Wacht.
77. *G. pumila* Vasey, 1888 = *P. pumila* (Vasey) Hitchc.
78. *G. pungens* Pau, 1895 = *P. pungens* (Pau) Paunero.
79. *G. ramigera* (F. Muell.) Benth., 1878 = *Poa ramigera* F. Muell.
80. *G. repanda* (Gaud.) Nutt., 1818 = *Deschampsia rhenana* Gremli
81. *G. reptans* (Hartm.) Krok., 1899 = *P. phryganodes* (Trin.) Scribn. et Merr.
82. *G. retroflexa* (Curt.) Salmon, 1929 = *P. distans* (Jacq.) Parl.
83. *G. rigida* (L.) Smith, 1824 = *Scleropoa rigida* (L.) Griseb.
84. *G.* × *salina* Druce, 1928 = *P. distans* × *P. maritima.*
85. *G. salinaria* Grecescu, 1909 = *P.* sp.?
86. *G. scaberrima* Nees ex Steud., 1854 = *Melica scaberrima* (Nees ex Steud.) Hook. f.
87. *G. songarica* Schrenk, 1841 = *Eremopoa songarica* (Schrenk) Roshev.
88. *G. sphenopus* Steud., 1854 = *Sphenopus divaricatus* (Gouan) Reichenb.
89. *G. stricta* Buckl., 1863 = *Sporobolus asper* (Michx.) Kunth.
90. *G. stricta* Hook. f., 1853 = *P. stricta* (Hook. f.) C. H. Blom.
91. *G. subfastigiata* (Trin.) Griseb., 1852 = *Poa subfastigiata* Trin.
92. *G. subspicata* Regel, 1880 = ***Xanthochloa karatavica* (Bunge) Tzvel. comb. nov.** (=*Poa karatavica* Bunge, 1852, Beitr. Kenntn. Fl. Russl. seors. impr. : 525; id. 1854, Mém. Sav. Étr. Pétersb. 7 : 525).

После принятого в настоящее время выделения из рода *Festuca* L. s. l. родов *Schedonorus* P. Beauv. и *Drymochloa* Holub нет оснований оставлять в этом роде не менее обособленную группу видов — *Festuca* subgen. *Xanthochloa* (Krivot.) Tzvel. (1971, Бот. журн. 56, 9 : 1253). Мы принимаем этот подрод за самостоятельный род (genus) — **Xanthochloa (Krivot.) Tzvel. comb. et stat. nov.** (=*Festuca* sect. *Xanthochloa* Krivot., 1960, Бот. мат. Герб. Бот. инст. АН СССР, 20 : 64) с типом *X. karatavica* (Bunge) Tzvel. и близким к нему афганским видом **X. griffithiana (St.-Ives) Tzvel. comb. nov.** (=*Festuca subspicata* var. *griffithiana* St.-Ives, 1926—1929, Candollea, 3 : 423).

93. *G. taurica* Steud., 1854 = *Eremopoa* ? *persica* (Trin.) Roshev.
94. *G. tenella* Lange, 1882 = *P. tenella* (Lange) Holmb.
95. *G. tenuiflora* (Griseb.) Steud., 1854 = *P. tenuiflora* (Griseb.) Scribn. et Merr.
96. *G. tenuifolia* Boiss. et Reut., 1852 = *P. stenophylla* Kerguelen.
97. *G. tenuifolia* (C. Presl) Steud., 1854 = *P. preslii* (Hack.) Ponert.
98. *G. tenuispica* Steud., 1854 = *P. stricta* (Hook. f.) C. H. Blom.
99. *G. thomsonii* Stapf., 1897 = *P. thomsonii* (Stapf) Stew.
100. *G. vaginata* Lange, 1858 = *P. vaginata* (Lange) Fern. et Weath.
101. *G. vahliana* (Liebm.) T. Fries, 1869 = *P. vahliana* (Liebm.) Scribn. et Merr.
102. *G. vilfoidea* T. Fries, 1869 = *P. phryganodes* (Trin.) Scribn. et Merr.
103. *G. viridis* Honda, 1929 = *Torreyochloa viridis* (Honda) Church.

Благодарности

Работа выполнена при финансировании грантом президента РФ для поддержки ведущих научных школ (НШ — 2198.2003.4).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Комаров В. Л. Род манник — *Glyceria* R. Br. // Флора СССР. Л., 1934. Т. 2. С. 449—460.

Соколовская А. П., Пробатова Н. С. Числа хромосом дальневосточных видов рода *Glyceria* R. Br. // Бот. журн. 1973. Т. 58. № 9. С. 1342—1347.

Цвелёв Н. Н. О происхождении и эволюции ковылей (*Stipa* L.) // Проблемы экологии, геоботаники, ботанической географии и флористики. Л., 1977. С. 139—150.

Шольц X. Новый злак из Предкавказья // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1995. Т. 100. Вып. 6. С. 80—81.

Bowden W. M. Chromosome numbers and taxonomic notes on northern grasses // Canad. J. Bot. 1960. Vol. 38. N 2. P. 117—131.

Church G. L. A cytological and morphological approach to the species problem in *Glyceria* // Amer. J. Bot. 1942. Vol. 29. N 10. P. 5.

Church G. L. A cytotaxonomic study of *Glyceria* and *Puccinellia* // Amer. J. Bot. 1949. Vol. 36. N 2. P. 155—165.

Löve A. Cytotaxonomical remarks on some American species of circumpolar taxa // Svensk Bot. Tidskr. 1954. Vol. 48. N 1. P. 211—232.

Polya L. Chromosome numbers of some Hungarian plants // Acta Geobot. Hungar. 1949. Vol. 6. N 2. P. 124—137.

Soreng R. J., Peterson P. M., Davitse G. et al. Catalogue of New World Grasses (*Poaceae*): IV. Subfamily *Pooideae* // Contrib. Unit. Stat. Nat. Herb. 2003. Vol. 48. 730 p.

Tateoka T. Karyotaxonomic studies in *Poaceae*. III // Ann. Rept. Nat. Inst. Genet. (Japan). 1954. Vol. 6. P. 68—69.

SUMMARY

A complete though brief review of the genus *Glyceria* R. Br. (*Poaceae*) is given in the paper. The 55 accepted species are arranged according to a new system of the genus. 6 new species, 2 new sections and 2 new varieties are described; a few new combinations of different ranks are made.

A key for determination of all species, and a list of species which were erroneously included in the genus are given.

УДК 581.9(045) Бот. журн., 2006 г., т. 91, № 2

© О. А. Капитонова

НОВЫЙ ВИД ШЕЛКОВНИКА *BATRACHIUM* (*RANUNCULACEAE*) ИЗ УДМУРТИИ

O. A. KAPITONOVA. A NEW SPECIES OF THE GENUS *BATRACHIUM* (*RANUNCULACEAE*) FROM UDMURTIA

Удмуртский государственный университет
426034 Ижевск, ул. Университетская, 1
E-mail: kapoa@uni.udm.ru

Поступила 06.06.2005

Приводится описание нового вида шелковника (*Batrachium*, *Ranunculaceae*) с территории Удмуртской Республики.

Ключевые слова: шелковник, *Batrachium*, Удмуртская Республика.

При обработке ботанических сборов 2000 г., сделанных на территории Удмуртской Республики, мы обратили внимание на один образец *Batrachium* (DC.) S. F. Gray — шелковника, внешне очень сходного с *Batrachium eradicatum* (Laest.) Fries, но отличающегося от него по ряду существенных признаков, прежде всего по наличию у части побегов небольших плавающих листьев, похожих на верхние листья *B. mongolicum* (Kryl.) V. Krecz. Подобные растения были описаны Н. Н. Цве-

лёвым в качестве разновидности *B. mongolicum* var. *suberadicatum* Tzvel. (Цвелёв, 1998). Однако сравнение ее диагностических признаков и морфологических параметров наших образцов показало, что обнаруженный нами шелковник не соответствует описанию данной разновидности. Это позволило сделать вывод о том, что собранные нами растения принадлежат новому для науки виду, описание которого приводим ниже.

Batrachium algidum Kapitonova sp. nov. — Planta heterophylla perennis aquatica. Folia natantia 0.5—1.5 cm lt., ad 2.0 cm lg., 3—5-partita vel lobata. Folia submersa superiora 2.0—4.0 cm lg., ter trisecta, folia submersa inferiora ad 3.0 cm lg., 4—5(6)-trisecta, extra aquam partim in penicillum abieuntia. Petala 4.5—5.0 mm lg., carpella 1.5—1.7 mm lg., glabra vel glabriuscula, numero 15—18(20). Plantae haud magnae, floribus cleistogamis in caulium parte inferiore, habitat in aquis fluentibus frigidis. (Vide figure).

Typus: Udmurtia, districtus Keziense, 0.5 km ad meridiem a vico Kezdur, ad pedes ripae primigeniae fluminis Lyp, rivulus, fluminis Lyp affluxio dextra. 10 VIII 2000, O. Kapitonova (LE, isotypus — IBIW, UDU).

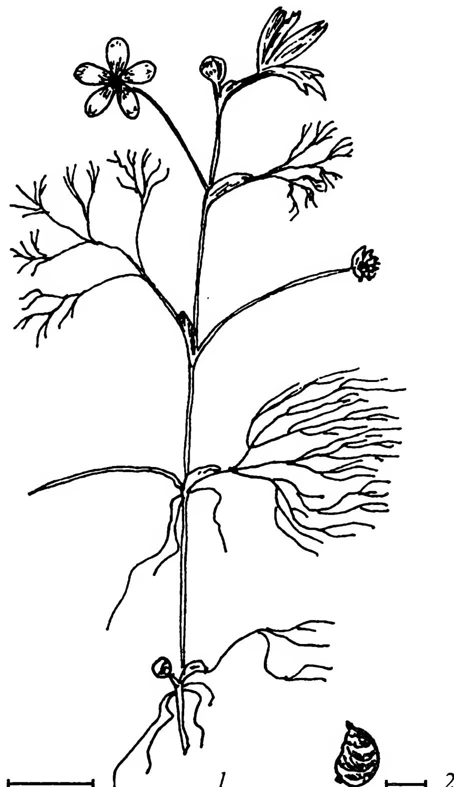
Affinitas. A *B. mongolicum* (Kryl.) V. Krecz. foliis submersis inferiora magis ramificatis, praesentia florum cleistogamorum differt, a *B. eradicatum* (Laest.) Fries distinguitur praesentia foliorum natantium, petalis carpellisque majoribus, foliis magis ramificatus.

Area geographica: in parte orientali planitiei Rossicae, aquae fluentes frigidae zonae sylvaticae.

Водное многолетнее гетерофилльное растение. Плавающие листья 0.5—1.5 см шир., до 2.0 см дл., 3—5-раздельные или лопастные. Верхние подводные листья 2.0—4.0 см дл., трижды трехрассеченные, нижние подводные — до 3.0 см дл., 4—5(6)-кратно трехрассеченные, вне воды частично сходящиеся в кисточку. Лепестки 4.5—5.0 мм дл., плоды 1.5—1.7 мм дл., голые или почти голые, в числе 15—18(20). Небольшие растения с клейстогамными цветками в нижней части побегов, обитают в проточных холодных водах (см. рисунок).

Тип: Удмуртская Республика, Кезский р-н, в 0.5 км к югу от дер. Кездур, у подножия коренного берега р. Лып, ручей, правый приток р. Лып. 10 VIII 2000, О. Капитонова (LE, изотип — IBIW, UDU).

Родство. От *B. mongolicum* отличается более разветвленными подводными листьями, наличием клейстогамных цвет-



Batrachium algidum Kapitonova.

1 — внешний вид, *2* — плод. Масштабные линейки: *1* — 1 см, *2* — 1 мм.

ков, от *B. eradicatum* — наличием плавающих листьев, более крупными лепестками и плодами, более разветвленными листьями.

Обитает на востоке Русской равнины в холодных проточных водах лесной зоны.

Благодарности

Автор благодарит Н. Н. Цвелёва и А. А. Боброва за обсуждение представленных материалов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Цвелёв Н. Н. Род *Batrachium* (DC.) S. F. Gray (*Ranunculaceae*) в Восточной Европе // Новости систематики высших растений. СПб., 1998. Т. 31. С. 67—81.

SUMMARY

The description of a new species of the genus *Batrachium* (DC.) S. F. Gray (*Ranunculaceae*) from Udmurt Republic is given.

УДК 582.736(470.5) Бот. журн., 2006 г., т. 91, № 2

© **М. С. Князев, П. В. Куликов, Е. Г. Филиппов**

СЕКЦИЯ *HELMIA* РОДА *ASTRAGALUS* (*FABACEAE*) ВО ФЛОРЕ УРАЛА

M. S. KNYASEV, P. V. KULIKOV, E. G. PHILIPPOV. SECTION *HELMIA* OF THE GENUS *ASTRAGALUS* (*FABACEAE*) IN THE FLORA OF THE URALS

Ботанический сад Уральского отделения РАН
620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202
Поступила 22.12.2004
Окончательный вариант получен 31.08.2005

Приведен таксономический обзор видов секции *Helmia* рода *Astragalus* во флоре Урала, где она представлена тремя видами: субэндемичным поволжско-южноуральским *A. helmii* Fisch., восточноказахстанско-южносибирским (на Урале реликтовым) *A. depauperatus* Ledeb. и эндемичным *A. permiensis* C. A. Mey. ex Rupr. (для последнего таксона восстанавливается и обосновывается видовой статус). Описывается новая разновидность *A. helmii* var. *tergeminus* Knjasev, Kulikov et Philippov var. nov., распространенная на крайнем юго-востоке ареала вида (в Губерлинских горах). Дан ключ для определения всех видов секции. Определены хромосомные числа всех уральских представителей секции; для *A. helmii* var. *helmii* (2n = 16) и *A. permiensis* (2n = 64) они совпадают с ранее известными, а для *A. depauperatus* (2n = 32) и *A. helmii* var. *tergeminus* (2n = 16) установлены впервые. Обсуждается происхождение представителей секции *Helmia* во флоре Урала и их взаимоотношения.
Ключевые слова: *Astragalus*, секция *Helmia*, Урал, систематика, новая разновидность.

Небольшая и весьма обособленная секция *Helmia* Bunge рода *Astragalus* L. имеет центр разнообразия в Казахском мелкосопочнике, во флоре которого представлено большинство ее видов (4 из 5 или 6). Этот регион, по всей видимости, был местом возникновения и первичного видообразования данной секции. Впоследствии некоторые ее представители распространились по аридным горным территориям

на значительные расстояния как в восточном (до Приенисейских степей и западной Монголии) и южном (до гор Джунгарии и Центрального Тянь-Шаня), так и в западном направлении (до Урала и Среднего Поволжья). На Урале произрастают 3 вида секции *Helmia*, в том числе эндемичный *A. permiensis* C. A. Mey. ex Rupr. и субэндемичный поволжско-южноуральский *A. helmii* Fisch. (рис. 1—3). Таким образом, в этом регионе наблюдается наибольшее видовое богатство данной секции в пределах России. В последние годы получены новые данные о таксономическом составе и распространении астрагалов секции *Helmia* на Урале, имеющие значение для изучения возникновения и расселения специфических (эндемичных и реликтовых) элементов петрофитно-степных и скальных ценофлор Уральской горной страны и истории формирования флоры данного региона в целом. В настоящей статье приведен обзор астрагалов секции *Helmia* во флоре Урала, составленный на основе критического изучения всех гербарных коллекций, имеющих значительные материалы по флоре Урала (LE, MW, MHA, SVER, PERM), а также собственных находок. Для всех уральских представителей секции определены числа хромосом.

В отношении объема секции *Helmia* существуют некоторые неясности. Кроме трех видов, встречающихся на Урале, ее несомненными представителями являются *A. kasachstanicus* Golosk., эндемичный для Казахского мелкосопочника (имеющиеся указания вида для западной Монголии сомнительны и нуждаются в подтверждении), и *A. heptapotamicus* Sumn. (syn. *A. poljakovii* M. Pop.), распространенный в Прибалхашских пустынях, горах Джунгарии и Центральном Тянь-Шане (Абдуллаева, 1981). Кроме того, в сводке Г. П. Яковлева с соавт. по бобовым Северной Евразии (Yakovlev et al., 1996) в состав секции *Helmia* включены еще два вида — *A. krascheninnikovii* R. Kam. (syn. *A. kokaschikii* Gamajun., nom. illeg.) и *A. tuvinicus* Timochina. Первый из них был описан в «Определителе растений Средней Азии» (Камелин, 1981) и отнесен его автором вместе с рядом других видов к секции *Pseudohelmia* R. Kam. Авторами вышеупомянутой сводки по бобовым Северной Евразии (Yakovlev et al., 1996) виды этой секции были включены в секцию *Xiphidium* Bunge, за исключением *A. krascheninnikovii*, отнесенного к секции *Helmia*. Судя по первоописанию (Камелин, 1981) и изображению (Байтенов, 1986), этот вид достаточно резко отличается от представителей секции *Helmia* по строению плодов и, по нашему мнению, не может быть включен в ее состав. *A. tuvinicus*, описанный из Тувы и приводимый также для Монголии (Тимохина, 1978; Выдрина, 1994), нуждается в более подробном изучении, и принадлежность его к секции *Helmia* требует подтверждения.

Genus *Astragalus* L., 1753, Sp. Pl.: 755; id., 1754, Gen. Pl., ed. 5 : 335.

Subgenus *Cercidothrix* Bunge, 1868, Mém. Acad. Sci. Pétersb. (Sci. Phys. Math.), sér. 7, 11, 16 (Astrag. Geront. 1): 94; Гонч., 1946, во Фл. СССР 12 : 434; Васильева, 1987, во Фл. европ. части СССР 6 : 66; Выдрина, 1994, во Фл. Сиб. 9 : 52.

Sect. *Helmia* Bunge, 1868, Mém. Acad. Sci. Pétersb. (Sci. Phys. Math.), sér. 7, 11, 16 (Astrag. Geront. 1): 111; Гонч. и М. Поп., 1946, во Фл. СССР, 12 : 545; Абдуллаева, 1981, в Опред. раст. Сред. Азии 6 : 229; Васильева, 1987, во Фл. европ. части СССР, 6 : 70; Выдрина, 1994, во Фл. Сиб. 9 : 59.

Тип: *Astragalus helmii* Fisch.

Ниже приводится ключ для определения всех видов астрагалов, относимых нами к секции *Helmia*.



Рис. 1. *Astragalus permiensis* (*1*) и *A. depauperatus* (*2*).

1а — общий вид (фрагмент растения во время вторичного цветения), *2а* — общий вид (цветущий и плодоносящий экземпляры); *1б*, *2б* — флаг; *1в*, *2в* — крыло; *1г* , *2г* — лодочка; *1д*, *2д* — чашечка во время цветения; *1е*, *2е* — чашечка при плодах (развернута); *1ж*, *2ж* — ось соцветия с прицветниками (после осыпания плодов); *1з*, *2з* — боб (в раскрытом состоянии, изображен со стороны перегородки). Масштабные линейки — 1 см.

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ СЕКЦИИ *HELMIA*[1]

1. Бобы 5—9 мм шир., эллиптические, неравнобокие, мохнато-опушенные горизонтально оттопыренными, извилистыми, спутанными, обычно несколько зеленоватыми или желтоватыми волосками. Наиболее развитые листья с 1—2(3) парами листочков. Цветки в 2—3-цветковых зонтиковидных соцветиях, светло-пурпурные, реже беловатые . . . . *A. kasachstanicus.

\+ Бобы 2—5 мм шир., опушенные белыми волосками. Наиболее развитые листья с 3 и более парами листочков . . . . 2.

2. Цветки светло-пурпурные или бледно-розовые до (почти) белых. Прицветники яйцевидные, 1—1.5 мм дл. Бобы линейно-ланцетные, около 3 мм шир. Наиболее развитые листья с 3(4) парами мелких листочков 2—10 мм дл., 0.5—2 мм шир. . . . . *A. heptapotamicus.

\+ Цветки белые, редко бледно-розовые. Прицветники яйцевидно-ланцетные или ланцетные, 1.5—6(8) мм дл. Бобы эллиптические или ланцетные, 3—5 мм шир. Наиболее развитые листья с 3—10 парами листочков, обычно более крупных . . . . 3.

3. Соцветие 5—10-цветковое (с 5—14 прицветниками, остающимися на оси соцветия после цветения). Цветки белые, 15—21(22) мм дл. Бобы эллиптические, густо опушены почти горизонтально оттопыренными, отчасти несколько назад изогнутыми спутанными волосками. Наиболее развитые листья обычно с 5—10 парами листочков (var. *helmii*), изредка с 2—4 парами (var. *tergeminus*) . . . . 1. *A. helmii.*

\+ Соцветие (1)2—4-цветковое (с 2—5 остающимися прицветниками). Цветки обычно более крупные. Бобы ланцетные или широколанцетные, опушены полуоттопыренными или оттопыренными волосками. Наиболее развитые листья с 3—4(5) парами листочков . . . . 4.

4. Листочки продолговато- или округло-эллиптические, (5)7—13 мм дл., 3—6 мм шир. Бобы около 3.5 мм шир., 15—20 мм дл., более или менее серповидно изогнутые . . . . . . *A. tuvinicus.

\+ Листочки ланцетные, продолговатые или продолговато-обратнояйцевидные, обычно менее 3 мм шир., если более широкие, то их длина более 15 мм. Бобы 4—5 мм шир., обычно превышают 20 мм дл . . . . 5.

5. Цветки 23—30 мм дл., чисто-белые, очень редко со слабо выраженной розоватой окраской на верхушке лодочки. Зубцы чашечки 2.5—3 мм дл., при плодах удлиняются до 3.5—7.5 мм дл.; нижний (наиболее длинный) прицветник 3—8 мм дл. Бобы 20—27 мм дл., прямые, опушены почти прямыми, полуоттопыренными волосками . . . . 3. *A. permiensis.*

\+ Цветки 16—20 (var. *depauperatus*) или 20—28 мм дл. (var. *chakassiensis*), белые, обычно с розовой (в гербарии синеватой) верхушкой лодочки, изредка целиком розоватые. Зубцы чашечки при плодах 2—3(3.5) мм дл.; нижний прицветник 1.5—3.5 мм дл. Бобы 15—22(25) мм дл., обычно изогнутые (особенно более крупные), опушены серповидными волосками (отходящими от поверхности боба под острым углом, но верхушками отклоненными под прямым углом или даже немного назад) . . . . 2. *A. depauperatus.*

1. *A. helmii* Fisch., 1825, in DC., Prodr. 2: 301; О. и Б. Федч. 1893, Мат. для фл. Уфим. губ.: 96; Korsh. 1898, в Зап. Акад. наук, физ.-мат. отд., сер. 8, 7, 1 (Tent. Fl. Ross. Or.): 115, p. p. (quoad var. *typicus*); Крыл., 1933, Фл. Зап. Сиб. 7: 1682, p. p. (quoad var. *typicus* Korsh., excl. pl. ex Kasachst. et Altai); Гонч. и М. Поп., 1946, во Фл. СССР, 12: 548 (excl. pl. ex Kasachst. et Ural Bor.); Гамаюнова и Фисюн, 1961, во Фл. Казахст. 5: 218, p. min. p., quoad pl. ex prov. Aktjubinsk; Борис. 1964, в Маевский, Фл. Сред. полосы европ. части СССР, изд. 9: 161; Chater, 1968, in Fl. Europ. 2: 121; Иванова, 1979, в Опред. раст. Тат. АССР: 211; Абдуллаева, 1981, в Опред. раст. Сред. Азии 6: 229; Раков, 1984, в Опред. раст. Сред. Поволж.: 154; Васильева, 1987, во Фл. европ. части СССР, 6: 70 (excl. pl. ex Ural Bor. et Med.); Михайлова, 1989, в Опред. высш. раст. Башкир. АССР 2: 99; Yakovl. et al. 1996, Legum. North. Euras.: 154 (excl. pl. ex Kasachst. et Ural Bor. et Med.); Рябинина, 1998, Консп. фл. Оренб. обл.: 74; Бакин и др., 2000, Сосуд. раст. Татарст.: 185; Плаксина, 2001, Консп. фл. Волго-Уральск. региона: 159. — *A. kasachstanicus* auct. non Golosk.: Гамаюнова и Фисюн, 1961, цит. соч.: 219, p. min. p., quoad pl. ex mont. Ulutau.

Тип: Ural Australis, ad metallifodinas Woskressenskoi, Helm (G-DC, изотипы LE!, H).

---

[1] Звездочкой обозначены виды, не представленные во флоре Урала и не рассматриваемые в нижеследующем таксономическом обзоре.

Южный Урал: Республика Башкортостан (лесостепная и степная зоны к югу от 54°40′ с. ш.; изолированно на северо-востоке в Месягутовской лесостепи) и Оренбургская обл. (Гайский, Кувандыкский, Беляевский, Саракташский, Бугурусланский районы); указания для Челябинской обл. (в частности, Рязанова, 1992) относятся к *A. depauperatus*. — Общ. распр.:[2] **Россия.** Европ. часть: Волж.-Дон. (Самарская, Ульяновская, Пензенская обл.), Заволж. (Республика Татарстан, Самарская обл.); указания для Зап. Сибири (Верх.-Тоб.: Курганская обл. — Науменко, 1991; Курбатский, 1994; Алт.: Алтайский край, с. Локтевское — Крылов, 1933) относятся к *A. depauperatus*; указания для Ср. и Сев. Урала (Пермская и Свердловская обл. — Гончаров, Попов, 1946; Пономарев, 1951; Yakovlev et al., 1996 и др.) относятся к *A. permiensis*. **Казахстан.** Верх.-Тоб. (север Актюбинской обл. — северная оконечность Мугоджар и Подуральское плато); Ирт. (Карагандинская обл. — гора Идиге); Прибалх. (Джезказганская обл. — горы Улу-Тау); указания для Кокчетавской и бывшей Целиноградской обл. (Крылов, 1933; Гончаров, Попов, 1946) относятся к *A. depauperatus*.

2n = 16: Южный Урал (Горчаковский, Зуева, 1982)[3]; Республика Башкортостан, Дуванский р-н, гора Лысая между сс. Ярославка и Сальевка, 2 VIII 2002, М. С. Князев (SVER) (собственные данные авторов).

Ряд авторов (Крылов, 1933; Гончаров, Попов, 1946; Гамаюнова, Фисюн, 1961; Yakovlev et al., 1996) приводят этот вид для Северного и Восточного Казахстана, однако наши исследования показали, что все эти указания (исключая территории, прилегающие к Южному Уралу, т. е. север Актюбинской обл.) относятся к двум другим видам секции *Helmia*. Все виденные нами в ряде гербариев (LE, MW, MHA, MOSP) экземпляры с территории Челябинской и Курганской областей России, а также Кустанайской и Кокчетавской областей Казахстана, определенные как *A. helmii*, в действительности представляют собой *A. depauperatus*, а большинство образцов (за исключением двух) из Казахского мелкосопочника (Карагандинской и Джезказганской областей Казахстана), определенные подобным образом, должны быть отнесены к *A. kasachstanicus*. Нами найдено лишь два гербарных сбора из Казахского мелкосопочника, вполне сходных с типом *A. helmii*: «Ulutau, 30 V 1842, [Schrenk]» (LE) и «Карагандинская обл., гора Идиге, 26 VII 1959, З. В. Карамышева» (LE).

Находки *A. helmii* в Казахском мелкосопочнике (хотя и очень малочисленные) позволяют предположить, что этот вид, как и большинство представителей секции, возник в данном регионе, тогда как современный его поволжско-южноуральский ареал имеет вторичный характер. Вероятно, в период возникновения и формирования первичного ареала *A. helmii* климат был более умеренным, чем в современную эпоху, а впоследствии с возрастанием континентальности вид практически исчез в пределах первоначального ареала, но распространился к северу и западу, где условия оказались близкими к исходным.

---

[2] Распространение видов на территории бывшего СССР указывается по районам «Флоры СССР», для обозначения которых использованы сокращения, общепринятые в отечественной таксономической литературе.

[3] Кариологические исследования, результаты которых представлены в данной работе, были выполнены Н. Б. Вернигор на материале, собранном В. Н. Зуевой на Южном Урале. Хотя точное происхождение материала при этом не было указано, очевидно, он был собран в одном из двух местонахождений, в которых Зуевой проводились популяционные исследования данного вида (их результаты изложены в данной статье, а собранные гербарные материалы хранятся в SVER): на горе Куш-Тау в окрестностях г. Стерлитамака (Республика Башкортостан) или на горе Поперечной в устье р. Губерля (Оренбургская обл.); растения из первого местонахождения относятся к типовой разновидности, а из второго — к var. *tergeminus*.

Описания *A. helmii* во «Флоре СССР» (Гончаров, Попов, 1946) и «Флоре Казахстана» (Гамаюнова, Фисюн, 1961), включая его отличительные признаки, требуют некоторого уточнения. По нашему мнению, *A. helmii* хорошо отличается от всех родственных видов прежде всего значительно большим числом цветков в соцветии (5—12, а не 2—4), а также более мелкими размерами цветков и плодов. Сведения о размерах цветков, приводимые в упомянутых выше работах (флаг 21—26 мм дл.), не соответствуют действительности. По нашим наблюдениям, на большей части ареала от Волги до западного макросклона Южного Урала *A. helmii* вполне однороден, при этом размер флага колеблется в пределах 14—18 мм дл. (что в среднем меньше, чем у всех остальных представителей секции), длина бобов варьирует от 10 до 17 мм (также наименьшие размеры в пределах секции). Только на юго-восточном пределе ареала (особенно в междуречье Урала и Сакмары) отмечается значительное возрастание изменчивости. В этом районе встречаются отдельные особи или целые популяции, характеризующиеся крупными размерами цветков (с флагом 19—22 мм дл.) и бобов (18—22 мм дл.). В пределах этой территории заметно выше доля растений с черным опушением чашечек, тогда как на большей части ареала наиболее обычны особи с преобладанием белого опушения на чашечках. Наибольший интерес представляет форма, распространенная на юго-восточном пределе ареала — на мелкосопочниках Губерлинских гор и сопредельных участках Мугоджар и описываемая ниже в качестве новой разновидности.

A. helmii var. tergeminus Knjasev, Kulikov et Philippov var. nov.

Ab *A. helmii* var. *helmii* foliis maxime evolutis 2—4-jugis (nec 5—10-jugis) differt.

От типовой разновидности отличается наиболее развитыми листьями с 2—4 (а не 5—10) парами листочков (рис. 2).

Тип: Оренбургская обл., Гайский р-н, Губерлинские горы, на южном склоне сопки «Змеиные горы», 9 VI 1978, Н. П. Салмина, В. Н. Зуева (LE).

Распространение. Губерлинский и Кувандыкский мелкосопочники в междуречье Урала и Сакмары на востоке Оренбургской обл. России, а также прилегающие районы Сев. Казахстана (рис. 3).

2n = 16: Оренбургская обл., Гайский р-н, ж.-д. ст. Халилово, 3 VI 2000, М. С. Князев (собственные данные авторов).

В отличие от типовой эта разновидность характеризуется меньшим числом пар листочков, причем довольно часто верхний листочек заметно крупнее боковых. По строению листьев она сходна с *A. kasachstanicus*, что позволило нам сделать предположение о возникновении ее в результате гибридизации *A. helmii* × *A. kasachstanicus* (Князев, Куликов, 2003). Однако проведенное впоследствии тщательное исследование признаков на более обширном материале, полученном из нескольких пунктов на юго-восточном пределе ареала *A. helmii*, показало, что все остальные особенности растений в пределах этой территории вполне идентичны типовой форме. Поэтому в настоящее время мы склоняемся к мнению, что происхождение этой разновидности обусловлено параллельной изменчивостью. Упрощенное строение листьев восточной расы может рассматриваться как явление неотении, поскольку такие листья характерны для имматурных особей типовой формы, но может оказаться и архаическим признаком, поскольку остальные представители секции также характеризуются малым числом пар листочков.

2. *A. depauperatus* Ledeb., 1831, Fl. Alt. 3: 314; Крыл., 1933, Фл. Зап. Сиб. 7: 1681; Гонч. и М. Поп., 1946, во Фл. СССР, 12: 546; Гамаюнова и Фисюн, 1961, во Фл. Ка-

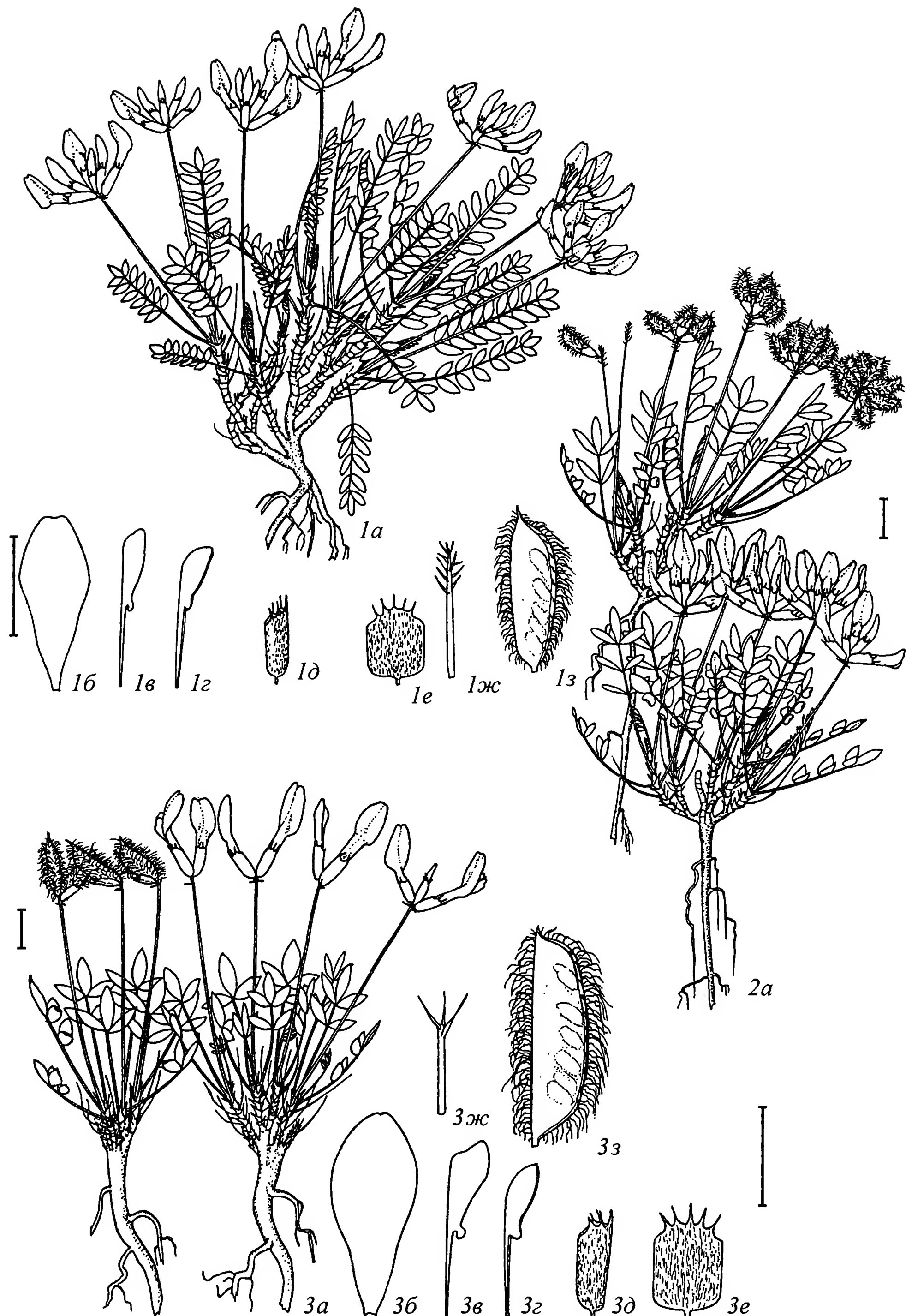


Рис. 2. *Astragalus helmii* var. *helmii* (*1*), *A. helmii* var. *tergeminus* (*2*) и *A. kasachstanicus* (*3*).

1а — общий вид (цветущий экземпляр); *2а*, *3а* — общий вид (цветущий и плодоносящий экземпляры); *1б*, *3б* — флаг; *1в*, *3в* — крыло; *1г*, *3г* — лодочка; *1д*, *3д* — чашечка во время цветения; *1е*, *3е* — чашечка при плодах (развернута); *1ж*, *3ж* — ось соцветия с прицветниками (после осыпания плодов); *1з*, *3з* — боб (в раскрытом состоянии, изображен со стороны перегородки). Масштабные линейки — 1 см.

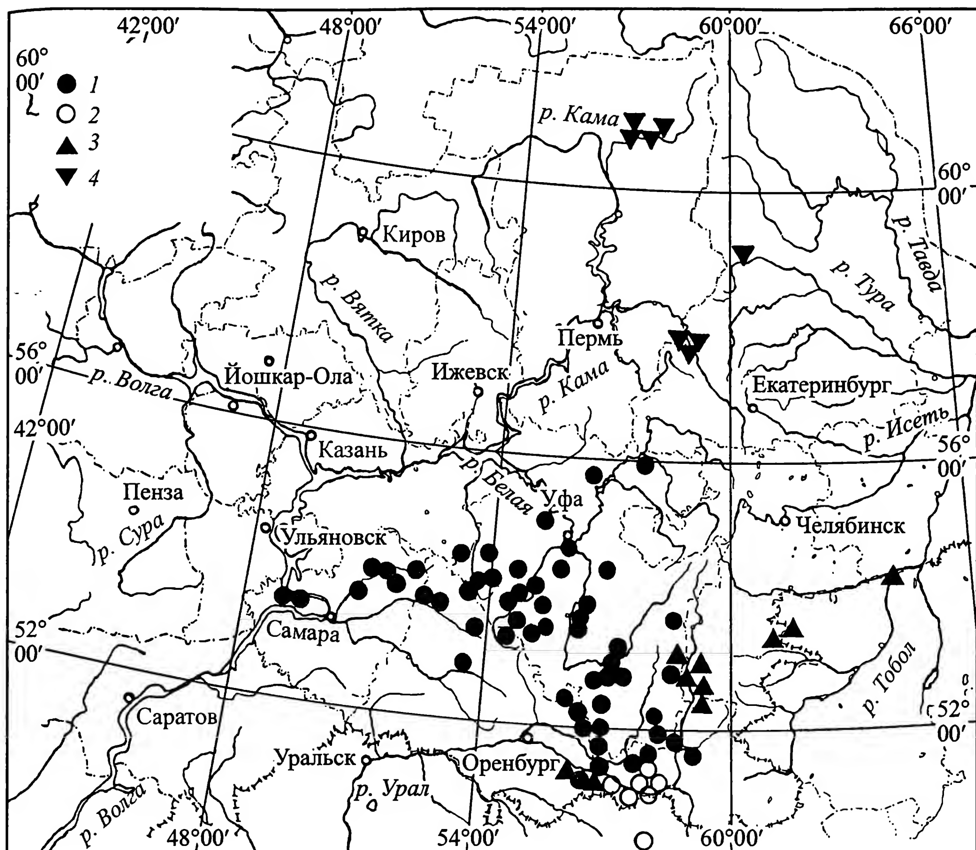


Рис. 3. Распространение видов секции *Helmia* рода *Astragalus* на Урале.
1 — A. helmii var. *helmii*, *2 — A. helmii* var. *tergeminus*, *3 — A. depauperatus*, *4 — A. permiensis*.

захст. 5: 216; Выдрина, 1994, во Фл. Сиб. 9 : 59; Yakovl. et al. 1996, Legum. North. Euras.: 154. — *A. eriolobus* Bunge, 1835, Mém. Sav. Étr. Pétersb. 2 : 591. — *A. chakassiensis* Polozhij, 1954, в Сист. зам. Герб. Томск. унив. 77—78 : 1. — *A. helmii* auct. non Fisch.: Гонч. и М. Поп., 1946, цит. соч.: 548, p. p., quoad pl. ex Kasachst.; Гамаюнова и Фисюн, 1961, цит. соч.: 218, p. p., quoad pl. ex prov. Koktschetau et fl. Irtysch; Курбатский, 1994, во Фл. Сиб. 9 : 211.

Лектотип (Podlech, Sytin, 1996): Altai, prope Loktewsk, A. von Bunge (LE!, изолектотип P, возможные изолектотипы [Altai] MSB, W).

Южный Урал: Челябинская обл. (юг: Кизильский и Варненский районы); Оренбургская обл. (Беляевский р-н — близ сел Красноуральск, Донское и Буртинского участка Оренбургского степного заповедника); Республика Башкортостан (юго-восток: близ ж.-д. ст. Альмухамедово Абзелиловского р-на). — Общ. распр.: **Россия.** Зап. Сибирь: Верх-Тоб. (юго-запад Курганской обл. — с. Усть-Уйское); Алт. (Алтайский край — юго-запад, Республика Алтай — Чуйская степь и по р. Аргут); Вост. Сибирь: Анг.-Саян. (Республики Тыва, Хакасия, юг Красноярского края — Приенисейские степи). **Казахстан.** Верх.-Тоб. (Кустанайская обл. — по р. Тобол близ устья р. Уй); Ирт. (Кокчетавская, Карагандинская, Семипалатинская, бывш. Целиноградская, бывш. Тургайская области); Алт. (Восточно-Казахстанская обл.); Прибалх. (Джезказганская обл.). **Монголия** (зап.).

Исследованные экземпляры (specimina examinata) (западная часть ареала):[4] **Сев. Казахстан.** [Кокчетавская обл.] Акмолинская обл., Кокчетавский уезд, по берегу оз. Чебачьего близ оз. Борового, 6 V 1916, С. С. Ганешин; близ оз. Чебачьего, 22 VIII 1938, И. М. Крашенинников; [Кустанайская обл.] на границе с Курганской обл., 3 км северо-восточнее д. Лютинка, степной склон правого берега р. Тобол, на обнажениях диатомитов, 28 VI 1998, Н. И. Науменко (все LE). **Россия, Южный Урал.** [Оренбургская обл.] Средне-Волжский край, Буртинский р-н, Буртинский совхоз Овцевода, по склонам горы Байколу, близ аула, № 10, 30 VI 1931, цв., пл., М. С. Хомутова (MOSP); Оренбургская обл., Беляевский р-н, около 12 км к юго-западу от совхоза Бурлыкский, 20 V 1990, цв., Н. А. Шевырева, Т. Ю. Коновалова (MHA, SVER, гербарий Института степи УрО РАН в Оренбурге); Челябинская обл., Варненский р-н, окрестности с. Варна, береговые известняковые выходы р. Тогузак, 16 VI 1985, цв., пл., Л. В. Рязанова (MOSP); Челябинская обл., Кизильский р-н, обнажения известняков по левому берегу р. Большой Кизил 1 км к северу от с. Кизильского, 30 V 2002, цв., П. В. Куликов; там же, 12 VII 2002, пл., он же; 6 км к востоку от д. Ильинка, по левобережью р. Урал, гора Длинная (476 м над ур. м.), 1 VI 2002, цв., он же; там же, 10 VII 2002, пл., он же; 4 км к западу от д. Мартыновка, по левобережью р. Урал, гора Острая (494 м над ур. м.), 1 VI 2002, цв., он же; там же, 10 VII 2002, пл., он же; около 20 км к югу от с. Кизильское, гора Чека, южный склон, каменистая степь, 6 VI 2003, цв., пл., он же; между горой Чека и левым берегом р. Урал (около 1.5 км от реки), щебнистая степь на склоне холма, 6 VI 2003, цв., пл., он же; левый берег р. Урал около 10 км к северо-западу от пос. Ершовский, щебнистая степь на береговом склоне, 7 VI 2003, цв., пл., он же; там же, 20 VI 2003, пл., цв., он же (все SVER, дублеты LE); Республика Башкортостан, Абзелиловский р-н, известняковые скалы в окрестностях ж.-д. ст. Альмухамедово, 2 км к северо-западу от станции, 12 VIII 2000, пл., М. С. Князев (SVER).

2n = 32: Челябинская обл., Кизильский р-н, гора Острая, 10 VII 2002, П. В. Куликов (SVER) (собственные данные авторов).

Местонахождения этого вида на Южном Урале, в Зауралье и в Северном Казахстане обособлены от основного ареала, хотя и связаны с ним серией островных местонахождений. Кроме вполне типичного *A. depauperatus*, обнаруженного в ряде пунктов Челябинской обл. и в двух близких пунктах в Оренбургской обл., нами отмечена серия местонахождений растений, признаки которых промежуточны между *A. depauperatus* и *A. helmii*. На восточном макросклоне Южного Урала ареалы этих видов лишь соприкасаются, почти не перекрываясь: типичный *A. helmii* не встречается к востоку от меридионального участка течения р. Урал, а *A. depauperatus* лишь незначительно заходит к западу от р. Урал (по долине р. Большой Кизил), где найдено пока два местонахождения, причем только в них наблюдаются растения с промежуточными признаками между *A. depauperatus* и *A. helmii*. В другом фрагменте ареала *A. depauperatus* — в Урало-Илекском междуречье (центральные районы Оренбургской обл.) его немногочисленные популяции включены в ареал *A. helmii* и в той или иной степени уклоняются к этому виду. Вполне типичные экземпляры *A. depauperatus* были собраны в этом районе в 1931 г. М. С. Хомутовой и через 60 лет Н. А. Шевыревой и Т. Ю. Коноваловой. В этом же районе по известняковым увалам, протянувшимся в меридиональном направлении от р. Сакмары до россий-

---

[4] Принимая во внимание постоянное смешивание данного вида в западной (дизъюнктивной) части его ареала с другими представителями секции *Helmia* в отечественной ботанической литературе, считаем целесообразным привести список исследованных нами экземпляров, на основании которого даны сведения о распространении вида в этой части ареала.

ско-казахстанской границы, нами выявлена серия местонахождений растений промежуточного облика между *A. depauperatus* и *A. helmii*, у которых, как и у *A. depauperatus*, мало- (обычно 4—5)-цветковые соцветия и цветки с розовым пятном на верхушке лодочки, но бобы по форме не отличаются от типичных для *A. helmii*. Упомянутые известняковые увалы тянутся и севернее, уже на территории Башкортостана, вплоть до долины р. Белой, но здесь встречается только типичный *A. helmii*. Однако еще севернее, на известняковом массиве Тра-Тау близ г. Стерлитамака, популяция *A. helmii* также по ряду признаков сходна с *A. depauperatus* и производит впечатление промежуточной между этими видами. Очевидно, серия почти непрерывных известняковых обнажений, протянувшихся в меридиональном направлении от Подуральского плато до р. Белой, служила коридором для проникновения южных (в частности, северо-туранских) кальцефильных видов далеко на север, что могло приводить к гибридизации между местными и мигрировавшими с юга популяциями родственных видов в пределах этой полосы. Однако выявленные популяции растений промежуточного облика едва ли могут быть результатом современной интрогрессивной гибридизации, учитывая установленное нами различие данных видов по уровню плоидности (*A. depauperatus* — тетраплоид, *A. helmii* — диплоид). Для выяснения происхождения и таксономического статуса промежуточной формы требуются дополнительные исследования.

В пределах своего обширного дизъюнктивного ареала *A. depauperatus* заметно варьирует. Типовые образцы из западного Алтая отличаются мелкими прицветниками около 1.5 мм дл., относительно короткими зубцами чашечки 1.5—2 мм дл. и некрупными цветками около 20 мм дл., тогда как в Приенисейских степях встречаются более крупноцветковые растения (флаг до 28 мм дл.) с более длинными прицветниками и зубцами чашечки, описанные как самостоятельный вид *A. chakassiensis* Polozhij, но затем переведенные тем же автором в ранг разновидности *A. depauperatus* var. *chakassiensis* (Polozhij) Polozhij (Выдрина, 1994). Относительно крупными размерами цветков характеризуются и растения с противоположного, западного предела распространения вида — из Кокчетавского мелкосопочника и с Южного Урала.

3. *A. permiensis* C. A. Mey. ex Rupr., 1850, Fl. Bor. Ural. 2: 82; Князев, 1994, в Опред. сосуд. раст. Сред. Урала: 281; С. Овёснов, 1997, Консп. фл. Перм. обл.: 153. — *A. helmii* Fisch. var. *permiensis* (C. A. Mey. ex Rupr.) Korsh. 1898, в Зап. Акад. наук, физ.-мат. отд., сер. 8, 7, 1 (Tent. Fl. Ross. Or.): 115; Сюзев, 1912, Консп. фл. Урала: 181; Крыл., 1933, Фл. Зап. Сиб. 7: 1682; Говорухин, 1937, Фл. Урала: 354. — *A. helmii* auct. non Fisch.: Гонч. и М. Поп., 1946, во Фл. СССР 12: 548, p. p.; Пономарев, 1951, в Изв. естеств.-науч. инст. Перм. гос. унив. 13, 2—3: 244; Васильева, 1987, во Фл. европ. части СССР, 6: 70, p. p.; Yakovl. et al., 1996, Legum. North. Euras.: 154, p. p.

Лектотип (Podlech, Sytin, 1996): Exped. Uralensis, ad fl. Wischera (61°N), 4 VI 1847, Branth (LE!, изолектотип LE!).

Северный Урал: Пермская обл. (р. Вишера — Камни Говорливый, Сыпучий, Писаный, Ветлан); **Средний Урал:** Пермская обл. (р. Чусовая — скала Камень Дужной и безымянная скала ниже устья р. Серебрянка), Свердловская обл. (р. Чусовая — скала Камень Дыроватый; р. Тура — скала Камень Двойник). — Общ. распр.: эндемик.

Исследованные экземпляры (specimina examinata) (повторные сборы из тех же пунктов не приведены): **Пермская обл.**: pag. Goworliwaj ad fl. Wischera, 4 VI 1847 [Branth] (LE, изолектотип); pag. Syputschaj ad fl. Wischera, 7 VI 1847 [Branth] (LE,

синтип); долина р. Чусовой, Камень Дужной, 24 VII 1937, А. Н. Пономарев (PERM); Красновишерский р-н, правый берег р. Вишера, камень Писаный, северное крыло, довольно высоко над водой, 29 VII 1982, Т. П. Белковская, М. Корнилова (PERM); левый берег р. Чусовой, в окрестностях д. Усть-Серебрянка, вниз по течению, камень Безымянный, 14 VII 1963, А. Н. Нестерова, Поскряков (гербарий Нижнетагильского педагогического института). **Свердловская обл.**: р. Чусовая, береговой утес Камень Дыроватый (6 км выше д. Ёква), 22 VI 1979, М. С. Князев (SVER); р. Тура, левобережные утесы [Камень Двойник] 6—7 км выше пересечения с шоссе Свердловск—Серов, 28 V 1983, М. С. Князев (LE, SVER).

2n = 64: р. Вишера и р. Чусовая (Горчаковский, Зуева, 1982);[5] Свердловская обл., Шалинский р-н, р. Чусовая, левобережный береговой утес Камень Дыроватый выше д. Ёква, VII 2002, М. С. Князев (собственные данные авторов).

Вид был описан по сборам североуральской экспедиции Э. К. Гофмана с р. Вишеры (приток р. Камы) на северо-востоке современной Пермской обл. (Ruprecht, 1850). Хотя на этикетке лектотипа нет указания на конкретный пункт сбора, по тексту первоописания можно установить, что 4 июня 1847 г. экспедиция исследовала скалы в окрестностях д. Говорливая (следовательно, locus classicus следует считать правобережную скалу Камень Говорливый), а 7 июня 1847 г. — береговые обнажения в окрестностях д. Сыпучей (этой дате соответствует синтип, хранящийся в LE). После обнаружения *A. permiensis* участниками экспедиции Гофмана на скалах Камень Говорливый и Сыпучий повторно он был собран здесь лишь через 30 лет П. Н. Крыловым. Во «Флоре Западной Сибири» (Крылов, 1933) этот вид указывается еще для одного пункта на р. Вишере — у с. Бахари (по-видимому, Камень Ветлан около 20 км ниже по течению от Камня Говорливого), а Т. П. Белковской в 1982 г. найден в 80 км выше по течению от Камня Говорливого, на скалах Камень Писаный. Исследование всех имеющихся образцов с р. Вишеры, а также с рек Чусовая и Тура, где этот вид был обнаружен впоследствии, показало, что они однородны по своим признакам и вполне сходны с типом.

Монографом рода А. А. Бунге (Bunge, 1869) *A. permiensis* был включен в *A. helmii* и рассматривался в качестве его синонима. С. И. Коржинским (Korshinsky, 1898) и рядом последующих авторов он приводился в ранге разновидности *A. helmii* var. *permiensis* (C. A. Mey. ex Rupr.) Korsh. Подобных взглядов относительно ранга этого таксона (т. е. он считался либо синонимом *A. helmii*, либо его разновидностью) придерживались авторы как «Флоры СССР» (Гончаров, Попов, 1946), так и большинства последующих флористических сводок, охватывающих рассматриваемую территорию (Васильева, 1987; Yakovlev et al., 1996 и др.). Тем не менее еще более 20 лет назад П. Л. Горчаковский и В. Н. Зуева (1982) на основании проведенных биометрических и кариологических исследований пришли к выводу о целесообразности восстановления видового статуса *A. permiensis*. Принимая во внимание эти данные, один из авторов настоящей статьи (Князев, 1994), а впоследствии С. А. Овёснов (1997) в соответствующих флористических сводках по Среднему Уралу рассматривали этот астрагал как самостоятельный вид, однако авторами сводки по бобовым Северной Евразии (Yakovlev et al., 1996) мнение о видовой самостоятельности *A. permiensis* было приведено лишь в примечании

[5] Точное происхождение материала, на котором Н. Б. Вернигор было определено число хромосом, приведенное в данной работе, не было указано. Из текста статьи (Горчаковский, Зуева, 1982) можно предположить, что материал для исследования кариотипа *A. permiensis* был собран в местонахождениях, в которых Зуевой проводились популяционные исследования этого вида (их результаты были изложены в вышеупомянутой статье, а собранные гербарные материалы хранятся в SVER): Камень Говорливый на р. Вишере и Камень Дыроватый на р. Чусовой.

к *A. helmii*. В действительности *A. permiensis* гораздо более близок не к *A. helmii* (от которого надежно отличается признаками, указанными в ключе, а также числом хромосом), а к *A. depauperatus*, в особенности к его крупноцветковой форме *A. depauperatus* var. *chakassiensis*. Кроме отличий *A. permiensis*, приведенных выше в ключе, следует отметить также в среднем более крупные размеры его листочков (по сравнению со всеми остальными представителями секции) и весьма характерные для него длинные (до 25—70 см дл.) многолетние плетевидные побеги, свисающие со скал вниз. Возможно, эти особенности могут быть объяснены адаптацией растений к условиям произрастания, значительно отличающимся от тех, в которых обитают остальные представители секции — в гораздо более холодном и влажном климате таежной зоны. Вероятно, *A. permiensis* произошел непосредственно от *A. depauperatus*, причем, скорее всего, от его южноуральских популяций, так как они значительно более сходны с *A. permiensis* по морфологическим признакам, чем алтайские. Очевидно, в скальных местообитаниях Среднего и Северного Урала — в условиях, экстремально холодных для представителей термофильной секции *Helmia*, — в соответствии с общей тенденцией возрастания уровня плоидности в высоких широтах происходил преимущественный отбор фертильных полиплоидов, который привел к возникновению октоплоидной расы — *A. permiensis*. Время проникновения *A. depauperatus* на Северный и Средний Урал и последующего пространственного и морфологического обособления октоплоидного эндемичного вида — *A. permiensis*, вероятнее всего, относится к одной из ксеротических фаз позднего плейстоцена.

Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 02-04-49161).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абдуллаева М. Н. Секция *Helmia* Bunge рода *Astragalus* L. // Определитель растений Средней Азии. Ташкент, 1981. Т. 6. С. 229—230.

Байтенов М. С. В мире редких растений. Алма-Ата, 1986. 175 с.

Васильева Л. И. Род *Astragalus* L. — Астрагал // Флора европейской части СССР. Л., 1987. Т. 6. С. 47—76.

Выдрина С. Н. Род *Astragalus* L. — Астрагал // Флора Сибири. Новосибирск, 1994. Т. 9. С. 20—74.

Гамаюнова А. П., Фисюн В. В. Подрод *Cercidothrix* Bunge рода *Astragalus* L. // Флора Казахстана. Алма-Ата, 1961. Т. 5. С. 184—299.

Гончаров Н. Ф., Попов М. Г. Секция *Helmia* Bunge рода *Astragalus* L. // Флора СССР. М.; Л., 1946. Т. 12. С. 545—549.

Горчаковский П. Л., Зуева В. Н. Внутрипопуляционная и межпопуляционная изменчивость уральских эндемичных астрагалов // Экология. 1982. № 4. С. 20—27.

Камелин Р. В. Astragalus krascheninnikovii R. Kam. sp. nov. // Определитель растений Средней Азии. Ташкент, 1981. Т. 6. С. 356.

Князев М. С. Сем. *Fabaceae* Lindl. (*Leguminosae* Juss., *Papilionaceae* Giseke) — Бобовые (Мотыльковые) // Определитель сосудистых растений Среднего Урала. М., 1994. С. 277—300.

Князев М. С., Куликов П. В. Астрагалы секций *Helmia* Bunge и *Myobroma* (Stev.) Bunge на Урале // Ботанические исследования в азиатской России. Матер. XI съезда Русск. бот. об-ва (18—22 августа 2003 г., Новосибирск—Барнаул). Барнаул, 2003. Т. 1. С. 255—257.

Курбатский В. И. Новые для Сибири виды // Флора Сибири. Новосибирск, 1994. Т. 9. С. 211—213.

Крылов П. Н. Флора Западной Сибири. Томск, 1933. Вып. 7. С. 1449—1818.

Науменко Н. И. Интересные флористические находки в Курганской области // Вестн. ЛГУ. Сер. 3. 1991. Вып. 3. № 17. С. 42—49.

Овёснов С. А. Конспект флоры Пермской области. Пермь, 1997. 251 с.

Пономарев А. Н. К флоре Среднего Урала // Изв. Естеств.-науч. инст. Перм. гос. ун-та. 1951. Т. 13. Вып. 2—3. С. 241—248.
Рязанова Л. В. Флора степного юга Челябинской области и некоторые вопросы истории степей Зауралья: Дис. ... канд. биол. наук. М., 1992. 400 с.
Тимохина С. А. О новом виде рода *Astragalus* L. из Тувинской АССР // Систематика и география растений Сибири. Новосибирск, 1978. С. 8—10.
Bunge A. Generis *Astragali* species Gerontogeae. Pars altera. Specierum enumeratio // Mém. Acad. Sci. Pétersb. (Sci. Phys. Math.). Sér. 7. 1869. T. 15. N 1. 254 p.
Korshinsky S. Tentamen Florae Rossiae Orientalis, id est provinciarum Kazan, Wiatka, Perm, Ufa, Orenburg, Samara partis borealis, atque Simbirsk // Зап. Имп. Акад. наук, физ.-мат. отд., сер. 8. 1898. Т. 7. Вып. 1. С. 1—566.
Podlech D., Sytin A. K. Typification of Russian and some other species of *Astragalus* L. // Sendtnera. 1996. Vol. 3. P. 149—176.
Ruprecht F. J. Über die Verbreitung der Pflanzen im nördlichen Ural // Beiträge zur Pflanzenkunde des Russischen Reiches. 1850. Lfg. 7. 84 S.
Yakovlev G. P., Sytin A. K., Roskov Yu. R. Legumes of Northern Eurasia: A checklist. Kew, 1996. 724 p.

SUMMARY

A taxonomical review of *Astragalus* sect. *Helmia* is given in the flora of the Urals. It is represented there by three species: *A. helmii* Fisch., a subendemic of Volga-Ural region; East Kazakhstanian — South Siberian (with a relict part of the range on the South Ural) *A. depauperatus* Ledeb.; and endemic *A. permiensis* C. A. Mey. ex Rupr. (a specific rank of the latter is proved and restored). The new variety *A. helmii* var. *tergeminus* Knjasev, Kulikov et Philippov var. nov., distributed in the extreme south-eastern part of the species range (in Guberlinsky mountains), is described. An identification key for all species of sect. *Helmia* is given. The chromosome numbers are determined in all the Uralian taxa of the section; for *A. helmii* var. *helmii* (2n = 16) and *A. permiensis* (2n = 64) they coincide with those known earlier, and for *A. depauperatus* (2n = 32) and *A. helmii* var. *tergeminus* (2n = 16) they are determined for the first time. The origin of the section *Helmia* representatives in the flora of the Urals and their interrelationships are discussed.

УДК 582.949.1 Бот. журн., 2006 г., т. 91, № 2

© Н. В. Тюнникова

ОБ ОБЪЕМЕ РОДА *GALEOPSIS* (*LAMIACEAE*)

N. V. TYUNNIKOVA. ON THE VOLUME OF THE GENUS *GALEOPSIS* (*LAMIACEAE*)

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Тел. (812)234-01-92
Факс (812)234-45-12
E-mail: nnotebook@rambler.ru
Поступила 01.04.2005
Окончательный вариант получен 19.09.2005

Приводится краткая история систематики рода *Galeopsis*. Показана недостаточная обоснованность выделения из рода *Galeopsis* рода *Ladanella*. Дается критическая оценка таксономической значимости основных признаков рода *Galeopsis*.
Ключевые слова: *Galeopsis*, *Ladanella*, *Lamiaceae*.

Род пикульник — *Galeopsis* L. — принадлежит к типовому подсем. *Lamioideae* и содержит около 10 видов, распространенных в Европе и большей части Азии (Юзепчук, 1954; Townsend, 1972; Гладкова, 1978).

В 1753 г. К. Линней (C. Linnaeus) описал род *Galeopsis* L. с 4 видами: *G. ladanum* L., *G. tetrahit* L., *G. hirsuta* L. и *G. galeobdolon* L. (Linnaeus, 1753). Послед-

ние 2 вида были в дальнейшем исключены из рода: *G. hirsuta* L. = *Stachys hirta* L. = *S. ocymastrum* (L.) Briq. и *G. galeobdolon* L. = *Galeobdolon luteum* Huds.

J. E. Gilibert (1782) дополнил *Galeopsis* L. новыми видами и разделил его на 2 самостоятельных рода: *Tetrahit* Gilib. и *Ladanum* Gilib. В род *Ladanum* он включил *L. purpureum* Gilib. и *L. luteum* Gilib., в род *Tetrahit* — *T. purpurascens* Gilib. и *T. grandiflorum* Gilib. Роды J. E. Gilibert не снабжены описаниями, вследствие чего являются недействительно обнародованными.

В 1794 г. C. Moench описал 2 рода: *Tetrahit* Moench и *Galeopsis* Moench (Moench, 1794). Название рода *Galeopsis*, в который автор описания включил только 1 вид — *G. fusca* Moench (= *Stahys aplina* L.) — следует рассматривать как более поздний омоним названия *Galeopsis* L. 1753 г. К роду *Tetrahit* Moench отнес 3 вида *T. ladanum* (L.) Moench (= *G. ladanum* L.), *T. nodosum* Moench (= *G. tetrahit* L.) и *T. longiflorum* Moench (= *G. dubia* Leers, = *G. grandiflora* Roth.). Два первых вида Линнеем были помещены в род *Galeopsis* L. Родовое название *Tetrahit*, так же как и рассматриваемые ниже *Ladanum* O. Kuntze и *Tetraith* Bubani, является незаконным, как излишнее в номенклатурном отношении, вследствие чего его нельзя использовать ни в каком ранге.

В 1821 г. S. F. Gray в составе рода *Galeopsis* L. описывает 2 группы необозначенного ранга: *Tetrahit* (виды *G. nodosum* S. F. Gray (= *G. tetrahit* L.), *G. versicolor* Curt. (= *G. speciosa* Mill), и *Ladanum* с видами *G. parviflora* Lam. (= *G. ladanum* L.), *G. angustifolia* Ehrh. ex Hoffm., *G. segetum* S. F. Gray, *G. ochroleuca* Lam.). Виды группы *Tetrahit* отличаются стеблем, имеющим утолщения под узлами, наличием в опушении щетинковидных волосков и зубцами чашечки шиловидной формы; виды группы *Ladanum*, напротив, не имеют стеблевых утолщений под узлами, щетинковидные волоски в опушении у них отсутствуют и зубцы чашечки треугольной формы (Gray, 1821).

L. Reichenbach и H. Reichenbach (1830, 1858) выделенные S. F. Gray группы рассматривают в качестве подродов *Galeopsis* L., отмечая, что у видов *Tetrahit* имеются чуть изогнутый венчик и стебель, утолщенный под узлами, а у *Ladanum* — стебель без утолщений под узлами и прямой венчик (Reichenbach L., 1830; Reichenbach, Reichenbach, 1858). Такое разделение рода приняло большинство ботаников (Briquet, 1893; Gams, 1927; Юзепчук, 1954).

В 1891 г. O. Kuntze установил род *Ladanum* O. Kuntze, в который включил 2 вида *Galeopsis*, описанные Линнеем в 1753 г., и сделал соответствующие комбинации — *Ladanum dubium* O. Kuntze (= *G. ladanum* L.), *L. tetrahit* O. Kuntze (= *G. tetrahit* L.). Род *Ladanum* обнародован Kuntze посредством ссылки на работу Линнея 1735 г. (Linnaeus, 1735), в которой имеется ссылка на работу J. Dillenius (1719), где дано краткое описание *Ladanum*. Заметим, что тип *Ladanum* ко времени его обнародования не был обозначен, так же как и для рода *Galeopsis*.

В 1897 г. P. Bubani описал род *Tetraith* Bubani (Bubani, 1897), в состав которого включил: *T. vulgare* Bubani (= *G. ladanum* L.), *T. pyrenaeum* (Bartl.) Bubani (= *G. pyrenaica* Bartl.), *T. longiflorum* Moench (= *G. dubia* Leers), *T. purpurascens* Gilib. (= *G. bifida* Boenn.). Название рода *Tetraith* Bubani следует рассматривать как излишнее в номенклатурном отношении.

Тип (лектотип) рода *Galeopsis* — *G. tetrahit* L. — был выбран в 1913 г. N. Britton и A. Brown (Britton, Brown, 1913).

Z. Slavíková (Slavíková, 1963) предложила разделить род *Galeopsis* L. на 2 самостоятельных рода: *Galeopsis* и *Ladanum*. Под названием *Galeopsis* для видов, включенных в род *Galeopsis* s. str., уже были действительно опубликованные биномиалы: *G. tetrahit* L., *G. speciosa* Mill., *G. pubescens* Bess., *G. bifida* Boenn. Для осталь-

ных видов Slavíková предложила новые комбинации: *Ladanum intermedium* (Vill.) Slavíková, *L. angustifolium* (Ehrh. ex Hoffm.) Slavíková, *L. ochroleucum* (Lam.) Slavíková. Однако *Ladanum* оказалось незаконным названием (более поздним омонимом по отношению к названию *Ladanum* Rafin. (C. F. Rafinesque, 1838. Sylva telluriana, 131)), поэтому использовать его нельзя.

J. Dostál (1984) предложил для рода *Ladanum* O. Kuntze заменяющее название — *Dalanum* Dostál nomen novum (Dostál, 1984), так как *Ladanum* оказалось незаконным названием (см. выше). Dostál привел описание рода *Dalanum*, но не указал его типа, поскольку nomen novum, согласно «Международному кодексу ботанической номенклатуры» (Международный..., 2001) (МКБН), типифицируется типом незаконного названия.

Z. Pouzar и Z. Slavíková (Pouzar, Slavíková, 2000) справедливо указали, что род *Ladanum* O. Kuntze таксономически идентичен роду *Galeopsis* L., и поэтому название *Ladanum* должно быть типифицировано видом *L. tetrahit* (L.) O. Kuntze. Pouzar и Slavíková назвали род *Ladanum* изонимом, однако его нельзя считать изонимом в смысле МКБН (статья 63, примечание 1). Родовое название *Ladanum* O. Kuntze является незаконным не только как более поздний омоним (см. выше), но и как название, излишнее в номенклатурном отношении, в соответствии со статьей 52.2 МКБН. Род *Ladanum* включает оба вида рода *Galeopsis* L. в его первоначальном объеме (Linnaeus, 1753), пригодных в качестве типа, т. е. *G. ladanum* и *G. tetrahit.* Как было отмечено выше, 2 других вида, включенных Линнеем в род *Galeopsis*, не пригодны в качестве типа *Galeopsis*, так как один из них принадлежит к роду *Stachys* L. (*Stachys ocymastrum* (L.) Briq. Lab. Alp. Marit. 252 (1893) (= *S. hirta* L. = *Galeopsis hirsuta* L.)), другой в 1763 г. выделен в самостоятельный род *Galeobdolon* Adans. (Adanson, Fam. Pl. 2 : 190 (1763)). Согласно статье 7.5 МКБН, незаконные названия, являющиеся излишними в номенклатурном отношении, типифицируются автоматически типом названия, которое должно быть принято согласно правилам. В данном случае излишнее название *Ladanum* должно быть типифицировано типом приоритетного названия *Galeopsis* L. — *G. tetrahit* L. Следовательно, и типом названия *Dalanum* Dostál nom. nov. является также *G. tetrahit* L. В связи с этим названием *Dalanum* становится синонимом названия *Galeopsis*, так как оба названия основаны на одном и том же типе.

Таким образом, название *Dalanum* Dostál не может употребляться вместо *Ladanum* O. Kuntze. Правильным названием для *Ladanum* s. str. (т. е. исключая *G. tetrahit*) является родовое название *Ladanella* Pouzar et Slavíková (Pouzar, Slavíková, 2000) как genus novum, снабженное латинским описанием и указанием типа *G. ladanum* L., хотя точным обозначением типа было бы *Ladanella ladanum* (L.) Pouzar et Slavíková (= *G. ladanum* L.). В род *Ladanella* авторы его описания включили 3 вида: *Ladanella ladanum* (L.) Pouzar et Slavíková, *L. angustifolia* (Ehrh. ex Hoffm.) Pouzar et Slavíková и *L. segetum* (Necker) Pouzar et Slavíková.

По нашему мнению, разделение рода *Galeopsis* на 2 самостоятельных рода является недостаточно обоснованным, поскольку признаки, на основе которых осуществляется деление на роды, не являются достоверно постоянными и имеют исключения.

По мнению Z. Pouzar и Z. Slavíková, основными диагностическими признаками рода *Ladanella* являются более короткие по сравнению с видами *Galeopsis* стебли, отсутствие утолщений под узлами побегов, отсутствие в опушении щетинковидных волосков, более узкие листья, значительно более короткие (по сравнению с центральной долей) боковые доли нижней губы венчика (Slavíková, 1963; Pouzar, Slavíková, 2000).

Для оценки таксономической значимости приведенных признаков нами были изучены виды рода *Galeopsis*: *G. tetrahit* L., *G. speciosa* Mill., *G. bifida* Boenn., *G. pubescens* Bess.; и рода *Ladanella*: *L. ladanum*, *L. angustifolia* в естественных условиях их обитания (Ленинградская, Калининградская и Псковская области) и в гербарных коллекциях Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН (LE), кафедры ботаники Санкт-Петербургского государственного университета (LECB), Всероссийского научно-исследовательского института растениеводства им. Н. И. Вавилова (WIR), Главного Ботанического сада им. Н. В. Цицина РАН (MHA), Charles University (PRC) и Institute of Botany (PRA).

По данным Slavíková (1963), высота растений, относящихся к роду *Ladanella*, не превышает 50 см, а у растений рода *Galeopsis* колеблется от 80 до 120 см. Однако, по нашим наблюдениям, высота растений разных видов очень сильно варьирует в зависимости от условий местообитания. Так, в одной из исследованных популяций *G. tetrahit* (Ленинградская обл.) высота растений не превышала в среднем 12 см, а высота *G. angustifolia* Ehrh. ex Hoffm. (= *Ladanella angustifolia* (Ehrh. ex Hoffm.) Pouzar et Slavíková), собранного нами в Калининградской обл. (Гурьевский р-н), достигала 60 см. Проведенные нами сравнения высоты побегов видов, относящихся к родам *Galeopsis* и *Ladanella*, показало более или менее равное распределение величин.

Нами также не выявлено существенных различий видов этих родов по форме листовой пластинки и основания листьев.

Утолщения стебля под узлами у всех представителей рода *Ladanella* действительно отсутствуют. У представителей рода *Galeopsis* эти утолщения есть всегда, но не всегда заметны, так как соотношение величин диаметра узла и диаметра междоузлия сильно варьирует, особенно у молодых или невысоких особей. Для оценки значимости этого признака мы измеряли диаметры узлов и междоузлий растений в Ленинградской обл. в естественных местообитаниях у 3 видов рода *Galeopsis* (*G. tetrahit*, *G. speciosa*, *G. bifida*). Объем выборки для каждого вида составлял по 186 особей. Причем в анализ не были включены данные по *G. pubescens*, все особи которого имеют слабо выраженные утолщения.

Полученные данные показали, что в 12 % случаев у *G. tetrahit* визуально узел остается незаметным, у *G. bifida* — в 32 %, а у *G. speciosa* этот показатель возрастает до 46 %.

Мало варьирующим признаком можно считать соотношение ширины средней доли нижней губы венчика к боковым долям нижней губы венчика. У видов рода *Galeopsis* средняя доля нижней губы венчика едва шире боковых или равна им; у видов рода *Ladanella* средняя доля нижней губы венчика в 2 раза шире боковых.

Наличие или отсутствие щетинковидных волосков в опушении является одним из важнейших признаков, по которым Pouzar и Slavíková разделяют роды *Ladanella* и *Galeopsis*. Растения видов рода *Galeopsis* густо опушены (помимо мягких и железистых волосков) щетинковидными волосками, а у видов рода *Ladanella* щетинковидные волоски в опушении отсутствуют. Однако здесь имеются исключения. Так, *Galeopsis pubescens* (род *Galeopsis* s. str.) только под узлами опушен единичными щетинковидными волосками, выявить которые можно только при тщательном, детальном изучении отдельных экземпляров.

Нами были проведены исследования поверхности эремов 8 видов, принадлежащих к роду *Galeopsis* s. l.: *G. tetrahit*, *G. speciosa*, *G. bifida*, *G. pubescens*, *G. ladanum*, *G. segetum*, *G. angustifolia*, *G. pyrenaica*. Материалом для исследования послужили зрелые плоды из коллекции гербария Ботанического института им. В. Л. Ко-

марова РАН (LE) и личных сборов. Поверхность эремов после напыления золотом изучалась с помощью сканирующего микроскопа JSM-35. У большинства исследуемых видов эремы имеют продолговатую форму, в сечении округло-трехгранные, с закругленными ребрами, в основании слегка или заметно суженные, скульптура поверхности эремов всех видов складчато-ячеистая. Тем не менее, по нашим данным, виды подрода *Ladanum* (род *Ladanella* Pouzar et Slavíková) отличаются менее крупными (0.2—0.25 см дл. и 0.1—0.15 см шир.) эремами, у подрода *Galeopsis* (род *Galeopsis* p. p.) эремы 0.3—0.45 см дл. и 0.25—0.3 см шир.

Род *Galeopsis* s. l. неоднократно служил объектом хемосистематических исследований, т. е. предпринимались попытки использовать данные по составу вторичных метаболитов для решения таксономических проблем (Wieffering, Fikenscher, 1974; Wieffering, 1983).

Как известно, типичными хемотаксономическими маркерами для сем. *Lamiaceae* являются иридоиды (Kooiman, 1972). Для представителей рода *Galeopsis* s. l. рядом авторов указывается 10 соединений иридоидной природы (Тюнникова и др., 2004) (см. таблицу).

Из приведенной таблицы следует, что у всех представителей рода *Galeopsis* s. l. были обнаружены гарпагид и 8-ацетилгарпагид. *G. segetum* и *G. pyrenaica* (подрод *Ladanum*) помимо этих соединений содержат галиридозид, накопление которого в большей степени характерно для представителей подрода *Galeopsis.* В то же время наличие у *G. pubescens* (подрод *Galeopsis*) рептозида сближает этот вид с подродом *Ladanum*, поскольку рептозид был обнаружен у всех представителей подрода *Ladanum.*

Таким образом, с точки зрения хемосистематики, серьезных оснований для разделения изученных видов на 2 самостоятельных рода пока нет, хотя у представителей типового подрода прослеживается тенденция по накоплению иридоидов, имеющих 3 и 4 гидроксильных группы (степень окисления 3, 4 (Тюнникова и др., 2004)), а у представителей подрода *Ladanum* — иридоидов с более высокой степенью окисления.

Иридоиды видов рода *Galeopsis* L.

Виды	Иридоиды									
	глюрозид	галиридозид	гарпагид	8-ацетилгарпагид	6-дезоксигарпагид	рептозид	логанин	аюгозид	антирринозид	5-O-β-D-глюрозид антирринозида
Подрод *Galeopsis*										
G. tetrahit	+	+	+	+	+	—	—	—	—	—
G. speciosa	—	+	+	+	—	—	—	—	—	—
G. bifida	—	+	+	+	—	—	—	+	—	—
G. pubescens	+	+	+	+	—	+	—	—	—	—
Подрод *Ladanum*										
G. ladanum	—	—	+	+	—	+	—	—	—	—
G. segetum	—	+	+	+	—	+	+	—	+	+
G. angustifolia	—	—	+	+	—	+	—	—	—	—
G. pyrenaica	—	+	+	+	—	+	—	—	—	—

Примечание. «+» — наличие вещества, «—» — отсутствие вещества.

Если сравнивать роды *Ladanella* и *Galeopsis* с другим, наиболее близким к ним родом *Lamium* L., то у *Ladanella* и *Galeopsis* окажется много общих признаков, не характерных для *Lamium*. Например, рассматриваемые роды это всегда только однолетние растения, а среди видов *Lamium* встречаются многолетники; цветки у *Ladanella* и *Galeopsis* без волосистого кольца внутри и верхняя губа цветка зубчатая (у *Lamium* волосистое кольцо присутствует, а верхняя губа цельная или двунадрезанная); средняя доля нижней губы венчика у *Ladanella* и *Galeopsis* снабжена рожковидными выпуклинами (апофизами), отсутствующими у *Lamium*.

Таким образом, по результатам сравнительного анализа основных диагностических признаков родов *Galeopsis* и *Ladanella*, можно заключить, что большинство из них имеют довольно сильную изменчивость. По нашему мнению, род *Galeopsis* правильнее рассматривать в широком смысле, включая род *Ladanella* в ранге подрода.

Приводим номенклатурные цитаты и сведения о типах принимаемых нами таксонов в ранге рода и подродов, а также перечень относящихся к ним видов.

Genus *Galeopsis* L., 1753, Sp. Pl. : 579; Benth., 1848, in DC., Prodr., 12 : 497; Briq., 1893, Monogr.: 276; id., 1896, in Engler u. Prantl, Nat. Pflanzenfam. 4, 3a : 252; Юзепчук, 1954, во Фл. СССР 21 : 111; Slavíková, 1963, Novit. Bot. Prag. : 42, s. str.; C. C. Townsend, 1972, in Fl. Europ. 3 : 145; Гладкова, 1973, во Фл. европ. части СССР 3 : 157; Pouzar et Slavíková, 2000, Čas. Nár. Muz. ser. natur. 169 : 42, s. str. — *Galeopsis* Hill, 1756, Brit. Herb. : 359, quoad nom., nom. illeg., non L., 1753 (= *Stachys*). — *Cannabinastrum* Heist ex Fabr., 1759, Enum. ed. 1 : 239, nom. nud. (?) — *Tetrahit* Adans., 1763. Fam. Pl. 2 : 190, nom. illeg. — *Ladanum* Gilib., 1781, Fl. Lituanica 2 : 82, p. p., nom. nud. — *Tetrahit* Gilib., 1781, l. c. : 82, p. p., nom. nud. — *Tetrahit* Moench, 1794, Meth. Pl. : 394, nom. illeg., non Gerard, 1761. — *Ladanum* Kuntze, 1891, Rev. Gen. Pl. 2 : 521, nom. illeg., non Rafin. 1838. — *Tetraith* Bubani, 1897, Fl. Pyrenaea, 1 : 436, nom. illeg. — *Ladanum* Slavíková, 1963, Novit. Bot. Prag. : 42. — *Dalanum* Dostál, 1984, Folia Mus. Rer. Natur. Bohem. Occid., Bot. 21 : 10, nom. illeg. — *Ladanella* Pouzar et Slavíková, 2000, Čas. Nár. Muz. ser. nature. 169 : 42.

Lectotypus: *G. tetrahit* L. (Britton, Brown, 1913).

1. Subgen. *Galeopsis*.

Стебель под узлами утолщенный, опушение состоит из щетинковидных, мягких простых и железистых волосков; средняя доля нижней губы венчика едва шире боковых; эремы 0.3—0.45 см дл., 0.25—0.3 см шир.

Typus: generis lectotypus.

Species: *G. tetrahit* L., *G. speciosa* Mill., *G. bifida* Boenn., *G. pubescens* Bess., *G. pernhofferi* Wettst.

2. Subgen. *Ladanum* (S. F. Gray) Reichenb., 1831, Fl. Germ. Excurs. 2 : 322; Briq., 1893, Monogr.: 243; Briq., 1896, in Engler u. Prantl, Nat. Pflanzenfam. 4, 3a : 252; Юзепчук, 1954, во Фл. СССР, 21 : 112; C. C. Townsend, 1972, in Fl. Europ. 3 : 145; Гладкова, 1973, во Фл. европ. части СССР 3 : 157. — *Galeopsis* sect. *Ladanum* S. F. Gray, 1821, Nat. Arr. Brit. Pl. 2 : 377. — *Ladanum* Gilib., 1781, Fl. Litv. 2 : 82, nom. illeg. — *Ladanella* Pouzar et Slavíková, 2000, Čas. Nár. Muz. ser. natur. 169 : 42.

Стебель под узлами не утолщенный, опушение состоит из мягких и железистых волосков; средняя доля нижней губы венчика в 1.5—2 раза шире боковых; эремы 0.2—0.25 см дл., 0.1—0.15 см шир.

Typus: *G. ladanum* L.

Species: *G. ladanum* L., *G. angustifolia* Ehrh. ex Hoffm., *G. segetum* Necker, *G. pyrenaica* Bartl.

Благодарности

Выражаем благодарность за научные консультации Т. В. Егоровой (БИН РАН), за помощь в сборе растений — И. Ю. Губаревой (Калининградский государственный университет) и Štěpánek J. (Charles Univesity, Praha).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Гладкова В. Н. Род Пикульник — *Galeopsis* L. // Флора европейской части СССР. Л., 1978. Т. 3. С. 157—160.

Международный кодекс ботанической номенклатуры (Сент-Луисский кодекс) / Пер. с англ. СПб., 2001. 210 с.

Тюнникова Н. В., *Буданцев А. Л.*, *Шаварда А. Л.* Основные биологически активные вещества видов рода *Galeopsis* L. // Раст. ресурсы. 2004. Вып. 3. С. 154—171.

Юзепчук С. В. Род Пикульник — *Galeopsis* L. // Флора СССР. М.; Л., 1954. Т. 21. С. 111—124.

Briquet J. Monographie du genre *Galeopsis*. Bruxelles, 1893. 319 p.

Britton N. L., *Brown A.* An illustrated flora of the Northern United States, Canada and the British possessions. Ed. 2. New York, 1913. Vol. 2. 119 p.

Bubani P. Flora Pyrenaea. Mediolani, 1897. Vol. 1. 551 p.

Dillenius J. J. Catalogus plantarum sponte circa gissam nascentium. Frankfurt, 1719. 160 p.

Dostál J. Notes to the nomenclature of the Czechoslovac flora // Folia Mus. Rerum Nat. Bohemia Occid. 1984. Vol. 21. P. 10—11.

Gams H. Galeopsis L. // Hegi G. Illustrierte Flora von Mittel Europa. München, 1927. Bd 5. Teil. 4. 2630 S.

Gilibert J. E. Flora lituanica inchoata. Grodnae, 1782. Vol. 2. 128 p.

Gray S. F. A natural arrangement of British plants. London, 1821. Vol. 2. 760 p.

Kooiman P. Occurrence of iridoid glycosides in the *Labiatae* // Acta Bot. Neerl. 1972. Vol. 21. N 4. P. 417—427.

Kuntze O. Revisio generun plantarum. Würzburg, 1891. P. 2. 1011 p.

Linnaeus C. Systema naturae. Stockholm, 1735. 8 p.

Linnaeus C. Species plantarum. Holmiae, 1753. Ed. 1. 1200 p.

Moench C. Methodus plantas. Marburgi Cattorum, 1794. 780 p.

Pouzar Z., *Slavíková Z.* The problem of correct name for *Ladanum* (*Lamiaceae*) // Čas. Nár. Mus. Řada přir. 2000. Vol. 169. N 1—4. P. 41—43.

Reichenbach L. Flora germanica excursoria. Lipsiae, 1830. 878 p.

Reichenbach H., *Reichenbach L.* Icones florae germanicae et helveticae. Lipsiae, 1858. Vol. 18. 103 p.

Slavíková Z. Bemerkungen zur Taxonomie der Gattung *Galeopsis* L. // Novit. Bot. Horti Bot. Univ. Carol. Prag. 1963. S. 39—43.

Townsend C. C. Galeopsis L. // Flora Europaea. Cambridge, 1972. Vol. 3. P. 145—147.

Wieffering J. H. Chromosome numbers, scutellarin and iridoid patterns in the genus *Galeopsis* L. (*Labiatae*) // Bot. Helv. 1983. Vol. 93. N 2. P. 239—253.

Wieffering J. H., *Fikenscher L.* Aucubinartige Glucoside als systematische Merkmale bei *Labiaten* — II. *Galeopsis* // Biochem. Syst. Ecol. 1974. Vol. 2. N 1. S. 39—45.

SUMMARY

A history of the taxonomy of the genus *Galeopsis* is briefly outlined. An insufficiency of distinguishing the genus *Ladanella* from the genus *Galeopsis* is demonstrated. A critical appraisal of significance of the main taxonomic characters of the genus is given.

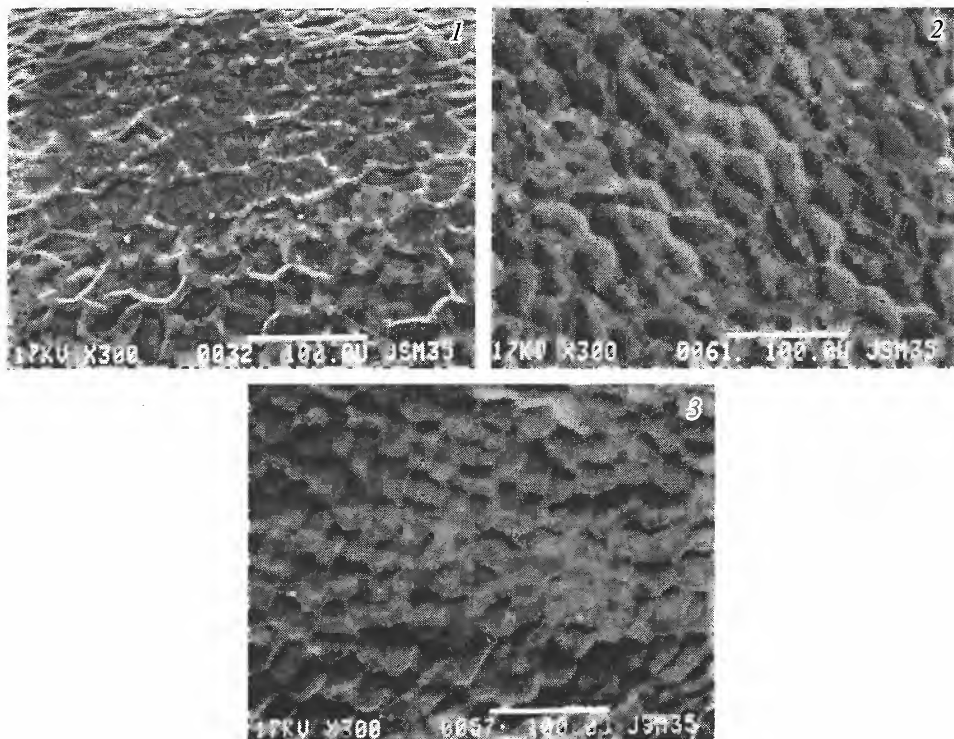


Таблица I. Ультраскульптура поверхности семян видов рода *Linum*.

1 — *L. flavum*, *2* — *L. tauricum*, *3* — *L. ucranicum*. Масштабная линейка — 100 мкм.

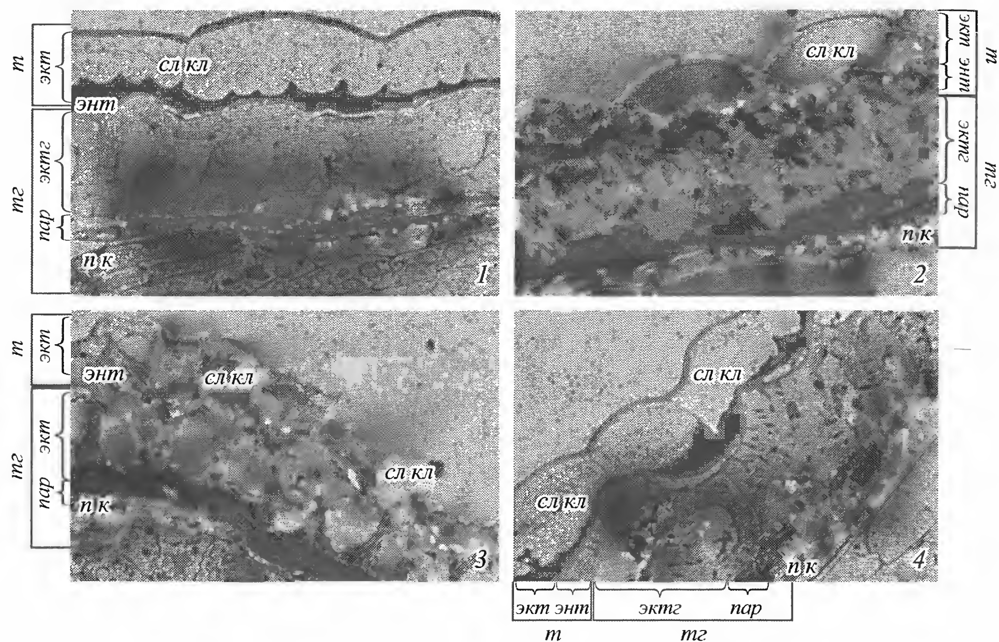


Таблица II. Поперечные срезы семенной кожуры видов рода *Linum*.

1 — *L. nodiflorum*, *2* —*L. flavum*, *3* — *L. tauricum*, *4* — *L. ucranicum*. *пар* — слой паренхимных клеток, *п к* — слой пигментных клеток, *сл кл* — слизевые клетки, *т* — теста, *тг* — тегмен, *экт* — экзотеста, *эктг* — экзотегмен, *энт* — эндотеста. Масштабная линейка — 50 мкм.

УДК 582 (571.1/5) Бот. журн., 2006 г., т. 91, № 2

© М. В. Олонова

ПРОБЛЕМА ФИЛОГЕНИИ ФЕСТУКОИДНЫХ ЗЛАКОВ НА ПРИМЕРЕ РОДА *POA*

M. V. OLONOVA. THE PROBLEM OF PHYLOGENY OF FESTUCOID GRASSES WITH THE GENUS *POA* AS AN EXAMPLE

Томский государственный университет
634050 Томск, пр. Ленина, 36
E-mail: olonova@bio.tsu.ru
Поступила 11.07.2005

Предпринята попытка использования кладистического метода для исследования филогенеза фестукоидных злаков на примере сибирских представителей рода *Poa* L. (мятлик). У мятликов число признаков, пригодных для анализа, ограничено, и большинство из них не имеет выраженного адаптивного значения, поэтому использование кладистических методов для филогенетических построений в данной группе очень затруднительно, а поскольку у мятликов реализуются самые разнообразные модели видообразования, включая гибридизацию, использование кладистического метода для анализа морфологических данных не может быть признано корректным. В настоящее время предположения о ходе эволюции в данной группе, сделанные на основании морфологического, эколого-географического и кариологического анализов можно попытаться проверить другими методами. В таком случае акценты должны быть перенесены на проверку гипотез об имевшей место гибридизации между теми или иными группами. Схема, построенная таким путем, также вправе называться филогенетической, поскольку в ней доступным методом отражена попытка воссоздать последовательность возникновения отличий в ходе дифференциации биоты.

Ключевые слова: видообразование, кладистика, Сибирь, филогения, *Poa*.

Основной и конечной задачей систематики является воссоздание наиболее вероятной картины хода эволюции изучаемого таксона. Для решения этой задачи систематики используют разные методы, но в последнее время наибольшей популярностью пользуется кладистический метод, предложенный зоологом W. Hennig (1966). Анализ литературы, вышедшей за последние годы, а еще в большей степени последние конференции, посвященные филогении и систематике, показывают резкий рост количества работ, посвященных построению филогенетических систем с использованием кладистических методов.

Основным достоинством этого метода является то, что он позволяет математически точно оценить родственные отношения между таксонами вне зависимости от степени их морфологического сходства, поскольку основан не на простом морфологическом сходстве, как это принято в нумерической таксономии, а с учетом вероятной последовательности возникновения новых признаков. По замыслу Хеннига, использование вычислительных методов придает полученной филогенетической конструкции объективность, а использование пошагового анализа морфологических изменений на протяжении филогенеза делает ее свободной от формализма, присущего схемам, воссозданным на основании нумерических методов.

Отличаясь логической строгостью, кладистика облегчает создание вычислительных алгоритмов для использования компьютеров при анализе многочисленных данных, что позволяет оперировать и большим числом признаков, и проводить анализ крупных таксонов. И наконец, без применения компьютерных программ был бы невозможен анализ молекулярных данных. В то же время именно эта строгость затрудняет использование метода, поскольку последовательное применение кладистики предполагает исчезновение материнского вида при отделении от него дочернего (постулируется прекращение существования материнского вида в результате образования двух дочерних), сводя, таким образом, все многообразие пу-

тей видообразования, существующее в природе, к дихотомии. Правда, существующие в настоящее время методы моделирования и программы допускают образование узлов из сразу нескольких (3 и более) ветвей (Swofford, 2002), однако и они не предусматривают сетчатой эволюции (Павлинов, 1996).

Кроме того, для успешного проведения кладистического анализа требуется большое количество признаков, и по возможности, качественных. Чем их больше и чем они разнообразнее, тем выше вероятность распознания гомологий. И наконец, пожалуй, самую главную трудность представляет необходимость предварительного выделения филетических линий или векторов, указывающих направление эволюции. Для этого требуется большое число признаков, имеющих ярко выраженное адаптивное значение, а поскольку адаптивное значение признаков часто бывает не достаточно хорошо выражено, их выявление бывает затруднено. Разумеется, современные компьютерные программы позволяют избежать этой трудности путем введения внешних групп, но, как справедливо отметил Я. И. Старобогатов (1966), субъективность в выборе внешней группы в свою очередь сильно сказывается на оценке плезиоморфности или апоморфности состояний признаков.

Основной целью данной работы была попытка реконструировать возможный ход эволюции мятликов, по крайней мере, на территории Сибири, с помощью современного кладистического метода.

Род мятлик является одним из наиболее крупных и полиморфных родов сибирской флоры. На территории Сибири этот род содержит по разным данным от 35 до 84 видов (как известно, число принимаемых видов зависит от позиции автора и от концепции вида, которой он придерживается). Многие виды играют заметную роль в сложении фитоценозов и имеют важное хозяйственное значение. Исследование эволюции этого рода на такой значительной территории, как Сибирь, может внести вклад как в изучение систематики злаков в целом, так и в исследование генезиса флоры этого обширного региона. В Сибири представлено 12 из 14 секций, произрастающих на континенте (Edmondson 1978; Цвелёв, 1976), и поэтому этот материал может быть использован для предварительных филогенетических реконструкций.

Настоящее исследование основано на гербарных материалах, хранящихся в KW, LE, MHA, MW, NS, NSK, SSBG, TK, VLAD, а также любезно присланных из LD, O, UPS и US (индексы гербариев приводятся по Holmgren et al., 1990). Кроме того, были использованы материалы, собранные автором во время экспедиций в разные районы Сибири: Томская и Новосибирская области, Алтай, Кузнецкий Алатау, Саяны, Байкал, Колымское нагорье, а также на юге Читинской обл.

Для систематических исследований использовались классический морфолого-географический и феногеографический методы. Для предварительных филогенетических реконструкций применялся кластерный анализ (Ward's method). Этот метод был выбран, поскольку он предусматривает использование максимального различия между кластерами, минимизируя различия внутри них (Дюран, Оделл, 1978; Вейр, 1995). Признаки, использовавшиеся в этом анализе, приведены в таблице. Предположения о ходе эволюции внутри секций были сделаны на основе предварительного изучения варьирования видов и доступных материалов по хромосомным числам.

Исследование сибирских представителей рода показало, что число признаков, пригодных для включения в анализ, очень невелико. Одна из сложностей применения кладистического анализа для построения филогенетической системы фестукоидных злаков и мятликов, в частности, состоит в том, что у них очень невелико количество признаков, пригодных для использования в анализе, поскольку злаки,

СОСТОЯНИЯ ПРИЗНАКОВ, ИСПОЛЬЗОВАННЫХ В КЛАСТЕРНОМ АНАЛИЗЕ СИБИРСКИХ МЯТЛИКОВ

1 Жизненная форма
- Корневище
- Дерновина

2 Наличие утолщения при основании стебля
- Присутствие
- Отсутствие

3 Замкнутость листовых влагалищ
- 2/3—5/6
- 1/4—2/3
- <1/4

4 Поверхность оси колоска
- Голая или шероховатая
- Волосистая

5 Каллус нижней цветковой чешуи
- Без пучка волосков
- С пучком волосков

6 Поверхность нижней цветковой чешуи по килю и краевым жилкам
- Опушена
- Без опушения

7 Поверхность между жилками нижней цветковой чешуи
- Опушена
- Без опушения

8 Поверхность между килями верхней цветковой чешуи
- С волосками
- С шипиками
- Гладкая

9 Длина пыльников
- <1 mm
- >1 mm

в особенности фестукоидные — очень естественная и высокоспециализированная группа. Строение генеративных, а особенно вегетативных органов у них чрезвычайно однообразно: в качестве диагностических признаков в основном используются размеры и форма соцветия, колосковых и цветковых чешуй, степень их опушения. Однако и эти скудные признаки представлены очень небольшим числом состояний. У мятликов, не имеющих ни остей, ни каких-то других особенных образований, в качестве видовых признаков чаще всего используется опушение разных органов — цветковых чешуй или их частей, оси колоска и даже листьев. Ярких уникальных признаков, какие возникали в процессе эволюции во многих родах двудольных, у них практически нет, а опушение, как известно, может контролироваться несколькими генами и возникать в результате самых разнообразных причин. В результате, если мы сравниваем 2 вида, имеющие опушение между жилками нижних цветковых чешуй, бывает практически невозможно установить, было ли оно унаследовано от одного предка, возникло независимо в результате мутаций, было привнесено в результате гибридизации с каким-то видом, принадлежащим совершенно другой филетической линии, или даже с разными видами, принадлежащими разным ветвям. Вариантов здесь множество, но все сводится к тому, что если у двух сравниваемых видов представлено одинаковое состояние такого признака, мы не можем безоговорочно рассматривать его как результат одного и того же эволюционного события. Это обстоятельство сильно затрудняет, а иногда и сводит на нет возможность пошагового анализа и реконструкции филогенеза на уровне видов.

Другая сложность состоит в определении векторов эволюции. Более или менее удовлетворительно это можно сделать только для секции *Stenopoa* (в Сибири это самая крупная секция), где эволюция шла в основном по пути ксероморфогенеза и соответственно хорошо выстраиваются ряды адаптивных признаков (рис. 1):

а) верхний узел постепенно снижается и у наиболее ксероморфных samples располагается при основании стебля;

б) метелка становится более узкой, что вызвано, с одной стороны, укорочением ее веточек, а с другой — уменьшением угла их отхождения от оси;

в) листовая пластинка делается все более короткой по отношению к длине влагалища.

Прослеживаются изменения и на анатомическом уровне (Олонова, 2003):

а) увеличивается число особей с различными шипиками на поверхности эпидермы;

б) изменяется характер расположения склеренхимных тяжей и соответственное количество склеренхимы в листе;

в) уменьшается длина длинных клеток в пространстве между жилками;

г) увеличивается степень извилистости стенок длинных клеток.

По степени ксероморфности сибирские виды этой секции можно условно разделить на 4 группы, каждая из которых представляет собой новую ступень эволюции. Маркером этих групп является высота расположения верхнего узла. Среди сибирских видов секции *Stenopoa* хорошо прослеживается 2 филума, берущих начало от наиболее древних и слабо специализированных видов — *P. nemoralis* L. и *P. palustris* L. (рис. 1). Эти виды, помимо различной экологической приуроченности (первый из них является лесным видом, в то время как второй предпочитает открытые местообитания), хорошо различаются по двум морфологическим признакам: для *P. nemoralis* характерна опушенная ось колоска и короткий, менее 1 мм, язычок верхнего листа, тогда как у *P. palustris* — голая ось колоска и длинный, более 2 мм, язычок. Являясь наиболее древними по происхождению (Цвелёв, 1974), эти виды тем не менее в настоящее время отличаются очень высоким полиморфизмом, обусловленным переходом к апомиксису. У этих двух видов отмечаются наиболее высокие и разнообразные хромосомные числа. Уже на 1-й ступени *P. palustris* и *P. nemoralis*, гибридизируя, дали целый ряд форм, часть из которых осталась на 1-й ступени, а часть, приспосабливаясь к усиливающейся сухости климата, продвинулась на 2-ю ступень. В настоящее время эти формы распространены очень широко и известны как *P. urssulensis* Trin. и *P. krylovii* Reverd. При этом *P. urssulensis*, сочетающая признаки обоих родительских видов, настолько полиморфна, что, если следовать монотипической концепции, из этого вида можно выделить не только

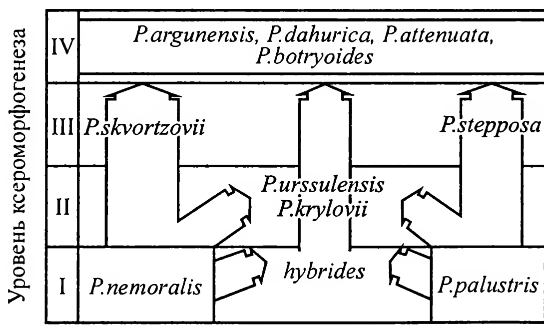


Рис. 1. Вероятная схема эволюции сибирских мятликов секции *Stenopoa*.

P. krylovii, но и еще достаточно много новых видов. Н. Н. Цвелёв (1972), исследуя злаки северо-восточной Европы, обратил внимание на обилие на этой территории межвидовых форм, образовавшихся в результате интрогрессивной гибридизации *P. palustris* и *P. nemoralis*, и предположил, что гибридогенные популяции оказались более жизнеспособными, следствием чего является не только отсутствие четких границ между видами, но и заметное преобладание гибридогенных популяций над чистыми. Исследование сибирских материалов показало, что значительная часть особей совмещает признаки этих двух видов, причем в местах с повышенной инсоляцией и сухостью к ним примешивались особи, которые по морфологическим признакам могли быть отнесены к *P. urssulensis*. Для выявления возможных закономерностей варьирования было предпринято исследование этой группы видов на популяционном уровне. Было исследовано 3 популяции мятликов (юг Томской обл.), содержащие как особи, явно относящиеся к *P. palustris*, так и предположительно гибридного происхождения. Учитывая различную экологическую приуроченность *P. palustris* и *P. nemoralis*, исследования проводились как в лесных, так и в луговых сообществах. Каждая из исследованных популяций включала от 4 до 6 ценопопуляций. Кроме того, было проведено популяционное исследование комплекса *P. palustris*, *P. nemoralis* и *P. urssulensis*, произрастающих в отрогах Салаирского кряжа в Новосибирской обл. Исследования проводились методом таксономического трансекта. Исследование этих популяций с применением дискриминантного анализа показало, что отдельные популяции неоднородны не только по количественным признакам, но и по качественным (Олонова, 2001). Несмотря на непосредственную близость произрастания, отдельные ценопопуляции сохраняют морфологическую обособленность, обусловленную, по-видимому, наследственными причинами, что свидетельствует о генетической разнородности этих популяций, сохраняющейся, вероятно, благодаря апомиксису.

Виды 3-й эволюционной группы немногочисленны и относительно легко распознаются, хотя, конечно, и эта группа не вполне естественна, и 2 ее вида — *P. stepposa* (Kryl.) Roshev. и *P. sksortzovii* Probat., — являющиеся ксероморфными дериватами *P. palustris* и *P. nemoralis*, тесно связаны как между собой, так и с видами 2-й и 4-й ступеней.

Наибольшую сложность для систематики представляет 4-я группа, объединяющая крайне ксероморфные виды и по разным данным насчитывающая на территории Сибири 9 видов. Виды, образующие эту группу, отличаются большим полиморфизмом и тесно связаны между собой. Большинство рассматриваемых видов формально легко распознается по сочетанию разных состояний 4 качественных признаков. Однако наблюдения показали, что эти признаки, на первый взгляд четко различающие отдельные виды, на самом деле могут варьировать в пределах одной популяции (Олонова, 2005) и в качестве основных диагностических признаков использованы быть не могут.

Несмотря на несомненную выраженность морфологических рядов в секции *Stenopoa*, все признаки изменяются достаточно плавно, и поэтому выявление апоморфий практически невозможно, т. е. состояния, характерные для крайне ксероморфных видов, начинают понемногу проявляться уже у сравнительно мезоморфных видов, когда те попадают в соответствующие условия. Вместе с тем приходится учитывать, что и мезоморфные виды, стоящие в основании системы и давшие начало эволюционным ветвям, тоже по-своему изменились, только в другом направлении. Они сильно отличаются от предполагаемых примитивных анцестральных видов, которые, как предполагает Н. Н. Цвелёв (1974), спустились с относительных высокогорий в начале третичного времени. Сейчас это сложные апомиктические

комплексы, состоящие из многочисленных хромосомных рас. В этой секции широко развиты гибридизационные процессы, которые, предположительно, массово начались в плейстоцене и привели к существенному размыванию видовых границ, что также исключает использование кладистики, не предусматривающей гибридизации между видами.

Эволюция второй крупной секции — *Poa* — шла по другому пути, сходному, скорее, с эволюцией мезоморфных видов секции *Stenopoa*. В отличие от секции *Stenopoa*, где прослеживается 2 филума, филогенетическая схема секции *Poa*, все виды которой произошли, по-видимому, от общего предка, имеет веерный характер. Морфологический анализ, наблюдения в природе и имеющиеся кариологические данные позволяют предполагать адаптивную радиацию внутри этой секции и широкое развитие гибридизации (рис. 2). В центре группы находится *P. pratensis* L., очень полиморфный, широко распространенный вид, существующий в виде многочисленных хромосомных рас и образующий сложные агамные комплексы. В результате полиплоидизации от него произошли столь же разнообразные расы *P. alpigena* (Fries) Lindman, вторично приспособившиеся к обитанию в высокогорьях и в высоких широтах. Вполне вероятным представляется и политопное происхождение этого вида. Одна из изолированных популяций этого вида была описана как *P. sobolevskiana* Gudoschn.

Другая линия приспособительной эволюции привела к образованию ксероморфного *P. angustifolia* L., третья — лесного *P. sergijevskajae* Probat., четвертая — болотного *P. turfosa* Litv. (хотя, возможно, что это один и тот же вид). *P. pratensis* subsp. *skrjabinii* Tzvel. — результат приспособления к жизни на перевеваемых песках. Большое значение для эволюции секции имела склонность *P. pratensis* к гибридизации: предположительно гибридогенными видами являются *P. raduliformis* Probat. (с секцией *Homalopoa*), а возможно, и *P. sergievskajae*, и *P. urjanchaica* Roshev. Результатом гибридизации с *Arctopoa* являются, по всей вероятности, *P. tianschanica* (Regel) Hackel ex O. Fedtsch., *P. pruinosa* Korotky, и, возможно, *P. sabulosa*. Характерными особенностями *P. tianschanica* и *P. pruinosa* является способность этих видов переносить небольшое засоление. Это свойство является довольно редким у мятликов и совершенно обычно для видов *Arctopoa*. В зоне контакта *P. pratensis* и *P. sibirica* у верхней границы леса на Алтае была обнаружена гибридогенная популяция, которая настолько хорошо отличалась от предполагаемых родительских видов, что могла быть описана как самостоятельный вид.

Из всего этого следует, что и в секции *Poa* имели место не только гибридизация, но и адаптивная радиация, поэтому применение кладистических методов для филогенетического анализа мятликов по меньшей мере некорректно, хотя предположения о родственных взаимоотношениях видов сделать удается.

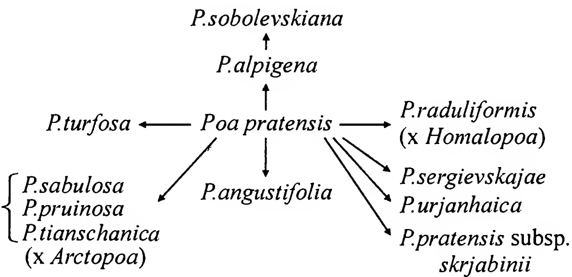


Рис. 2. Вероятная схема эволюции сибирских мятликов секции *Poa*.

Остальные 10 секций или очень невелики по объему, или представлены в Сибири одним—двумя видами, но и там вопросы о взаимоотношениях в принципе разрешимы. Значительно сложнее вопрос о взаимоотношениях между самими этими секциями.

Род *Poa* возник, по предположению Н. Н. Цвелёва (1972), в высокогорьях (под высокогорьями в ботаническом смысле понимаются горные территории, располагающиеся выше границы леса), затем успешно распространился оттуда по всем поясам и зонам. При этом почти все виды, дошедшие до наших дней и пережившие всевозможные природные катаклизмы, являются в той или иной мере специализированными к условиям существования. Морфологические исследования и имеющиеся данные о хромосомных числах позволяют предположить адаптивную радиацию и выделить лишь 2, от силы 3 уровня, обозначив относительно более древние и более продвинутые секции. Во второй уровень попадают секции, имеющие предположительно гибридное происхождение. На данном этапе исследования проблема состоит не в том, чтобы построить филогенетическое дерево в целом для сибирской группы, а в том, чтобы установить хотя бы родственные отношения между секциями. Никаких явных векторов эволюции обозначить здесь не удается, имеющиеся морфологические признаки с большим трудом позволяют предположить родство между отдельными секциями. Поскольку вышеупомянутые препятствия не позволяют обратиться к кладистическому анализу, представляется все же возможным сделать хотя бы первые шаги в филогенетическом направлении и попытаться определить возможное родство между секциями на основании суммы морфологических признаков, используя для этой цели кластерный анализ. Такой подход отличается от фенетического (Barkwort, 1992) тем, что, во-первых, для анализа отбирались не все признаки подряд, а наиболее консервативные из них, использующиеся для разделения секций, а во-вторых, полученное дерево, показывающее степень морфологического сходства на основании введенных морфологических признаков, не воспринимается как истина в последней инстанции, но предполагает использование для построения филогенетической схемы наряду с эколого-географическими и кариологическими данными.

Для анализа было выбрано 9 признаков, представленных 20 состояниями (см. таблицу). Была составлена матрица состояний и получено несколько графиков, представляющих собой не дендрограммы, а фенограммы, показывающие только степень сходства секций между собой по введенным морфологическим признакам.

Сравнение даже такой предварительно составленной фенограммы с системой, предложенной Н. Н. Цвелёвым, пользовавшимся классическими методами, и кладограммой, полученной L. Gillespie на основании молекулярного анализа, показало совпадение по многим группам. В частности, секции *Bolbophorum*, *Ochlopoa* и *Alpinae* образут один кластер (Gillespie, Boles, 2001). В один кластер входят близкие секции *Stenopoa* и *Abbreviatae*. При этом дерево, построенное по методу Ward (рис. 3), почти точно соответствует системе, предложенной Н. Н. Цвелёвым (1976).

Однако есть и некоторые несоответствия: и с точки зрения классической систематики, основанной на анализе морфологических признаков и распространения, и по данным молекулярного анализа, секция *Oreinos* очень близка к секции *Abbreviatae*, однако на полученном графике она располагается рядом с секцией *Poa*. Есть и другие несоответствия, которые на данном этапе исследования можно объяснить недостаточным числом вовлеченных в анализ признаков, и здесь есть еще многочисленные резервы: строение поверхности пыльцы и пыльников (предвари-

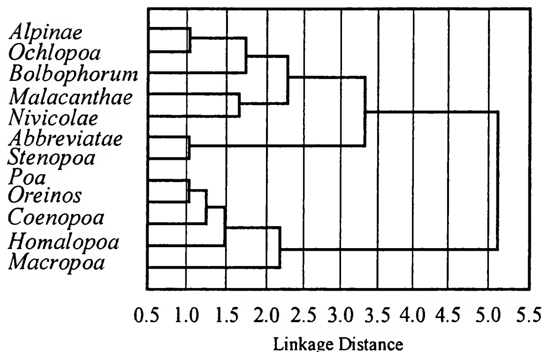


Рис. 3. Фенограмма секций сибирских (Ward's method Euclidian distance).

тельные данные о различиях секционного уровня уже получены, но пока на недостаточно большом материале, и потому данные требуют проверки), строение листовой эпидермы и другие. Привлечение дополнительных признаков увеличит точность и снизит число случайных совпадений. Улучшит результаты более внимательный выбор способа обработки данных и вовлечение в анализ видов, не встречающихся в Сибири.

Предпринятая попытка использовать кладистический метод для реконструкции возможного хода эволюции мятликов на северо-востоке континента потерпела неудачу. Это случилось из-за того, что число признаков, пригодных для анализа, ограничено, определение векторов эволюции было очень затруднено, а также благодаря тому, что у мятликов реализуются самые разнообразные модели видообразования, имеют место сетчатая эволюция и адаптивная радиация. В настоящее время идет усовершенствование имеющихся кладистических методов и разработка на их основе новых, более совершенных. В частности, метод SYNAP (Байков, 1999), созданный на основе метода MES (Li, 1990), значительно больше, чем предыдущие, учитывает особенности видообразования у растений и предусматривает более широкий его спектр, нежели простое дихотомическое расхождение, а методы, разрабатываемые Posada и Krendall (1998), Legandr и Makarenkov (2002), предусматривают возможность учета сетчатой эволюции при компьютерной обработке данных. Это позволяет надеяться на возможность привлечения кладистических методов для воссоздания наиболее вероятной схемы филогенеза мятликов в будущем, но на современном этапе их использование для филогенетических реконструкций как мятликов, так и других фестукоидных злаков по меньшей мере некорректно. В любом случае граминологам, по-видимому, не стоит возлагать излишних надежд на кладистику, поскольку, как отмечает И. Я. Павлинов (1996), во-первых, плох не сам подход, а его некорректное использование, а во-вторых — ни один из компонентов классификационной деятельности не может быть формализован и разработка классификации не может быть сведена до работы компьютерных программ.

В настоящее время предположения о ходе эволюции в данной группе, сделанные на основании морфологического, эколого-географического и кариологического анализов, можно попытаться проверить другими методами: биохимическими и молекулярными. В таком случае акценты должны быть перенесены на проверку гипотез об имевшей место гибридизации между теми или иными группами. Схема, построенная таким путем, также вправе называться филогенетической, поскольку в ней доступным методом отражена попытка воссоздать последовательность возникновения отличий в ходе дифференциации биоты. Оттого, что при ее построе-

нии не был использован кладистический метод, система не перестает быть филогенетической, а построение кладограмм, как справедливо отмечал В. Н. Тихомиров (1996), не более чем методический прием, имеющий право на существование наряду с другими методами при интерпретации фактического материала.

Благодарности

Автор благодарен проф. А. В. Положий (Томск) и проф. Н. Н. Цвелёву (С.-Петербург) за многочисленные консультации в процессе работы над этой сложной группой, проф. Н. С. Ростовой (С.-Петербург) и Dr. Gillespie (Канада) за ценные советы и критические замечания, а также кураторам гербариев KW, LE, MHA, MW, NS, NSK, SSBG, TK, VLAD, LD, O, UPS, любезно предоставившим материалы. Исследования поддержаны грантом Российского фонда фундаментальных исследований № 05-05-64266.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Байков К. С. Основы моделирования филогенеза по методу SYNAP. Новосибирск, 1999. 96 с.

Дюран Б., *Оделл П. М.* Статистика. 1978. 128 с.

Вейр Б. Анализ генетических данных. М., 1995. 400 с.

Олонова М. В. Популяционное исследование гибридогенных комплексов *Poa palustris* L.— *P. nemoralis* L.—*P. urssulensis* Trin. на юге Западной Сибири // Ботанические исследования Сибири и Казахстана. Тр. Гербария им. В. В. Сапожникова. Барнаул, 2001. Вып. 7. С. 13—33.

Олонова М. В. Морфолого-анатомические признаки сибирских видов рода *Poa* (*Poaceae*) // Бот. журн. 2003. Т. 88. № 11. С. 86—95.

Олонова М. В. О варьировании основных качественных признаков у сибирских ксероморфных мятликов (*Poa* L.) секции *Stenopoa* // Бот. журн. 2005. Т. 90. № 7. С. 1034—1045.

Павлинов И. Я. Слово о современной систематике / Сб. тр. Зоол. муз. МГУ. 1996. Т. 34. С. 7—54.

Тихомиров В. Н. «Кризис филогенетической систематики» — реальность или миф? // IX Московское совещ. по филогенетике растений. Материалы. М., 1996. С. 139—141.

Цвелёв Н. Н. К систематике мятликов (*Poa* L.) европейской части СССР // Новости сист. высших раст. 1972. Т. 9. С. 47—54.

Цвелёв Н. Н. Род *Poa* L. — Мятлик // Флора Северо-Востока европейской части СССР. Л., 1974. Т. 1. С. 188—200.

Цвелёв Н. Н. Злаки СССР. Л., 1976. 788 с.

Цвелёв Н. Н. О внутривидовых таксонах у высших растений // XI Междунар. совещ. по филогении растений. М., 2003. С. 105—106.

Barkworth M. E. Taxonomy of the Triticae: a historical perspective // Hereditas. 1992. Vol. 116. P. 1—14.

Edmondson J. R. Infrageneric taxa in European *Poa* L. // Bot. Journ. of the Linnean Society. 1978. Vol. 76. P. 29—334.

Gillespie L. J., *Boles D. R.* Phylogenetic relationships and infraspecific variation in Canadian Arctic *Poa* based on chloroplast DNA restriction site data // Can. J. Bot. 2001. Vol. 79. P. 679—701.

Hennig W. Phylogenetic systematics. Urbana: Univ. Illinois Press. 1966. 263 p.

Holmgren P. K., *Holmgren N. H.*, *Barnett L. C.* Index Herbariorum. P. I. The Herbaria of the world. 8th ed. New York Bot. Gard., Bronx. 1990.

Legendre P., *Makarenkov V.* Reconstruction of biogeographic and evolutionary networks using reticulograms // Syst. Biol. 2002. Vol. 51. N 2. P. 199—216.

Li C. L. A new method for cladistic analysis — Median Elimination Series (MES) // Acta Phytotax. Sinica. 1990. Vol. 28. N 1. P. 34—53.

Posada D., *Crandall K. A.* The effect of recombination on the accuracy of phylogeny estimation // J. Mol. Evol. 2002. Vol. 54. P. 396—402.

Swofford D. L. PAUP*. Phylogenetic Analysis Using Parsimony (* and other methods). Version 4. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusets 2002.

SUMMARY

The attempt was undertaken to use the cladistic methods for the study of evolution of festucoid grasses, with Siberian species of *Poa* taken as an example. The number of characters suitable for analysis is limited in the bluegrasses and all festucoid grasses; and it is difficult to determine the direction of evolution, because most of these characters do not have clear adaptive significance. So, using the cladistic methods for phylogenetic constructions based on morphological characters is very difficult in this group. Because the bluegrasses realize diverse models of speciation, including polyploidy and hybridization, and taking into account reticulate evolution and adaptive radiation, the application of cladistic methods on morphological data would not be valid. As the cladistic methods cannot be used for the reconstruction of the Siberian bluegrasses phylogeny on the base of morphological characters, some other methods, cladistic ones for example, can be tried in order to define phylogenetic relationships. A system constructed in this manner can also be referred to as phylogenetic, since it applies available methods to try and re-create the sequence of the differences emergence during biota differentiation.

УДК 582.751.4 Бот. журн., 2006 г., т. 91, № 2

© А. А. Светлова

НОВАЯ СЕКЦИЯ РОДА *LINUM* (*LINACEAE*)

A. A. SVETLOVA. A NEW SECTION OF THE GENUS *LINUM* (*LINACEAE*)

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
E-mail: aas1980@mail.ru
Поступила 10.10.2005

Linum nodiflorum включали прежде в секцию *Syllinum*. На основании морфологических и анатомических отличий от других представителей этой секции *L. nodiflorum* выделяется в новую монотипную секцию *Tubilinum* Svetlova.
Ключевые слова: *Linum*, секция *Syllinum*, *L. nodiflorum*, *L. flavum*, *L. tauricum*, *L. ucranicum*, анатомия семенной кожуры, ультраскульптура поверхности семян, таксономия, новая секция.

Род *Linum* L. является одним из крупных и недостаточно изученных в систематическом отношении родов мировой и отечественной флоры. В настоящее время его разделяют на 8 неравнозначных по объему секций. Некоторые из них, например *Adenolinum* (Reichenb.) Juz. и *Syllinum* Griseb., представляют собой большие и таксономически сложные группы, включающие в себя виды с неясным таксономическим статусом или виды, систематическое положение которых нуждается в уточнении.

К числу последних видов принадлежит *L. nodiflorum* L. A. Grisebach (1843) включил этот вид в описанную им секцию *Syllinum* Griseb. вместе с видами, родственными *L. flavum* L. Монограф рода *Linum* J. E. Planchon (1847) поместил *L. nodiflorum* в установленный им ряд *Limoniopsis* Planch., отнесенный к подроду *Syllinum* (Griseb.) Planch. Помимо *L. nodiflorum* в названный ряд Planchon включил виды *L. campanulatum* L. и *L. leucanthum* Boiss. et Spruner, также родственные *L. flavum*. К секции *Syllinum L. nodiflorum* отнесен во «Flora Europaea» (Ockendon, Walters, 1968) и во «Флоре Восточной Европы» (Егорова, 1996). С. В. Юзепчук (1949) во «Флоре СССР» привел *L. nodiflorum* под названием *L. luteolum* Bieb., который был включен в секцию *Limoniopsis* (Planch.) Juz. (Юзепчук, 1949). Данная секция, однако, является неприоритетной по отношению к секции *Syllinum* Griseb. (Grisebach, 1843). Юзепчуком эта секция, включающая 10 видов, разделена на 3 ряда и 2 под-

ряда. Самым крупным является ряд *Flava* Juz., включающий 8 видов, которые, в свою очередь, Юзепчук разделил на 2 подряда: *Orientalia* Juz. (включает 1 вид *L. orientale* Boiss.) и *Taurica* Juz. (содержит остальные 7 видов). В отдельный ряд *Eu-flava* Juz. Юзепчук отнес *L. flavum*. *L. nodiflorum* (= *L. luteolum*) он выделил в монотипный ряд *Nodiflora* Juz. Следует заметить, что все выделенные Юзепчуком надвидовые таксоны не имеют латинских описаний и поэтому не являются действительно обнародованными.

Таким образом, во всех приведенных выше обработках рода *Linum L. nodiflorum* включается в секцию *Syllinum*. Однако в этой секции *L. nodiflorum* занимает обособленное положение. Он хорошо отличается от всех остальных видов секции жизненной формой (это однолетник, а другие представители секции многолетники), зубчатым краем листа, гомостилией и срастанием тычиночных нитей в трубку, возвышающуюся над коробочкой. Последний признак является характерной особенностью *L. nodiflorum* и не встречается больше ни у одного из представителей рода *Linum*. Признак срастания тычиночных нитей заметил еще Юзепчук (1949), но на уникальность этого признака впервые указала Т. В. Егорова (1996).

С целью выявления дополнительных отличий *L. nodiflorum* от некоторых других представителей секции *Syllinum* — *L. flavum*, *L. tauricum* Willd., *L. ucranicum* (Griseb. ex Planch.) Czern. — нами проведено исследование ультраскульптуры поверхности семян этих видов и анатомии семенной кожуры.

Материал и методика

Для исследования макро-, микроструктуры и анатомии семенной кожуры были использованы сухие зрелые семена видов, взятые с гербарных образцов, хранящихся в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE).

СПИСОК ОБРАЗЦОВ ИССЛЕДОВАННЫХ ВИДОВ РОДА *LINUM*

L. flavum L.: Украина, Черниговская губерния, заболоченный осиновый лес у ст. Мельни, 7 VI 1913, И. И. Спрыгин; там же, Путиловский р-н, с. Шепот, еловый лес, 20 VI 1954, М. И. Котов, Р. Теличко; Ленинградская обл., г. Пушкин, опытный участок, 8 IX 2005, А. А. Светлова.

L. nodiflorum L.: Крым, выше Алупки, 400 м над ур. м., на склоне, 3 VII 1897, К. Гольде; Краснодарский край, окр. Новороссийска [без указания даты сбора], С. В. Юзепчук.

L. ucranicum (Griseb. ex Planch.) Czern.: Воронежская губерния, Павловский уезд, от Гороховки до ст. Колитвы, В. А. Дубянский; Крым, Бабуган-Яйла, скалы и осыпи, 23 VII 1946, С. В. Юзепчук.

L. tauricum Willd.: Крым, Карасубазар, меловая скала Ак-Кая, 18 VI 1906, А. Юнге; там же, в степи близ Токая, 12 VI 1923, № 8, С. Дзевановский.

Макроморфологию семян (форма и размеры) исследуемых видов изучали с помощью бинокулярной лупы МБС-2. Размеры определяли у 10—15 семян каждого вида.

Нами были изучены ультраскульптура поверхности семян *L. nodiflorum*, *L. flavum*, *L. tauricum*, *L. ucranicum* и анатомическое строение их семенной кожуры. Исследование ультраскульптуры поверхности семян проводилось с помощью сканирующего электронного микроскопа (СЭМ), а анатомии семенной кожуры — с помощью метода световой электронной микроскопии.

Материал брали с 2—3 экземпляров каждого вида в количестве 8—10 зрелых семян с каждого экземпляра из разных коробочек.

Семена готовили по общепринятой методике подготовки материала для его исследования в просвечивающем электронном микроскопе (Быкова, Яковлева, 1991;

Яковлева, Кравцова, 1999; Яковлева и др., 2002). Для лучшего проникновения фиксатора семена прокалывали и выдерживали несколько суток в 3%-м растворе глутаральдегида. Постфиксацию проводили 2%-м раствором осмия в течение суток. Обезвоживание материала проводили в серии растворов ацетонов возрастающих концентраций (от 30 до 100 %). Заливку проводили в смесь эпона и аралдита. Полутонкие срезы семенной кожуры (толщиной 1 мкм) получали с помощью ультрамикротома Reichert. Срезы окрашивали 1%-м раствором толуидинового синего на боратном буфере. Полутонкие срезы рассматривали под световым микроскопом Carl Zeiss Photomicroscope III. Фотографии препаратов сделаны с помощью цифровой фотокамеры Casio QV-2300UX. Для описания поверхности семян использована терминология W. Barthlott (1981). При описании препаратов поперечных срезов семенной кожуры применялась терминология, использованная в 6-м томе сводки «Сравнительная анатомия семян» (2000).

Результаты исследования и обсуждение

Семена изученных нами видов секции *Syllinum* яйцевидные или эллиптические, 2.5—3.5 мм дл. и 1.5—2(3) мм шир., в поперечном сечении эллиптические или округло-трехгранные, обычно светло-коричневые или зеленоватые, реже темно-коричневые.

Ультраскульптура поверхности семян у всех исследованных видов этой секции мелкосетчатая, образованная изодиаметрическими полигональными клетками экзотесты. Вместе с тем между видами имеются некоторые различия. У *L. flavum* все антиклинальные стенки клеток экзотесты немного приподняты, отчего наружные периклинальные стенки вогнутые (табл. I, *1*), тогда как у *L. nodiflorum*, *L. tauricum* (табл. I, *2*) и *L. ucranicum* (табл. I, *3*) антиклинальные стенки не приподняты, вследствие чего наружные периклинальные стенки клеток ровные (табл. I, *2*).

Все исследованные виды имеют эллиптическую форму рубчика; различия между видами обнаруживаются по форме клеток рубчика.

Семенная кожура изученных нами видов секции *Syllinum* на поперечных срезах имеет сходный план строения. В ней различаются два слоя: теста и тегмен. Теста состоит из 2 рядов клеток: экзотесты и эндотесты, а тегмен — из 3: экзотегмен, слой облитерированных паренхимных клеток и пигментный слой. Такое же строение семенной кожуры описывают F. Boesewinkel и F. Bouman (2000) у *L. usitstissimum* L. в сводке «Сравнительная анатомия семян».

На поперечных срезах клетки экзотесты имеют прямоугольную, эллиптическую или округлую форму и в большей или меньшей степени вытянуты в тангенциальном направлении. Как правило, клетки экзотесты заполнены слизью, в которой при окраске толуидиновым синим различаются 2 зоны: светло-розовая и темно-розовая. В зрелом семени наружные стенки клеток экзотесты обычно разрываются, в результате чего слизь выходит наружу и покрывает все семя плотным слоем. Эндотеста образована 1—2 рядами тонкостенных, в некоторых случаях облитерированных клеток.

Экзотегмен представлен крупными толстостенными клетками. Эти клетки варьируют по форме от эллиптической до прямоугольной, вытянуты как в радиальном, так и в тангенциальном направлении. Далее расположен слой паренхимных облитерированных клеток. Последний, внутренний, слой семенной кожуры — это пигментный слой. Клетки его содержат флабофены, которые определяют окраску семян льнов.

Сравнительное изучение строения семенной кожуры показало, что изученные нами виды различаются по форме слизевых клеток экзотесты, а также по форме клеток экзотегмена и толщине их стенок.

Так, у *L. nodiflorum* (табл. II, *1*) слизевые клетки на поперечном срезе имеют прямоугольную форму, они более или менее одинаковые по длине и вытянуты в тангенциальном направлении, с толстой наружной периклинальной клеточной стенкой (все клетки разрываются с одной стороны, образуя рисунок, напоминающий чешуйки). При реакции с толуидиновым синим наружные стенки клеток экзотесты приобретают розовую окраску. В слизи, заполняющей клетки, выявляются два слоя: светло-розовый, локализованный около наружной периклинальной стенки, и темно-розовый, прилегающий к внутренней периклинальной стенке. Клетки экзотегмена *L. nodiflorum* эллиптическо-прямоугольные и вытянуты в радиальном направлении, толстостенные, с крупной эллиптической или округлой полостью. У *L. flavum* (табл. II, *2*) в отличие от *L. nodiflorum* слизевые клетки неправильной прямоугольной формы, менее крупные, также одинаковые по длине, но значительно более сильно, чем у предыдущего вида, вытянутые в тангенциальном направлении, с менее толстой наружной периклинальной клеточной стенкой. Слизь у этого вида состоит из таких же по окраске, как и у *L. nodiflorum*, 2 слоев, но расположены они иначе, а именно: светло-розовый слой локализован около внутренней периклинальной стенки, а темно-розовый — у наружной периклинальной стенки. Клетки экзотегмена *L. flavum* в отличие от *L. nodiflorum* эллиптической формы, с небольшой округлой полостью внутри; на некоторых срезах эта полость не выражена.

L. tauricum (табл. II, *3*) и *L. ucranicum* (табл. II, *4*) отличаются от *L. nodiflorum* наличием двух типов слизевых клеток. Основную их массу составляют короткие, почти правильной прямоугольной формы, одинаковые по длине, вытянутые в тангенциальном направлении светло-розовые клетки. Они относятся к первому типу. Клетки второго типа встречаются спорадически, они имеют форму от округлой до эллиптической, крупные, темно-розовые. От *L. nodiflorum L. tauricum* (табл. II, *3*) отличается более широкими и тонкостенными клетками экзотегмена, вытянутыми в тангенциальном направлении. *L. ucranicum* (табл. II, *4*) отличается от *L. tauricum* более крупными и более длинными основными клетками экзотесты (первый тип клеток), различающимися по длине и вытянутыми в тангенциальном направлении. Клетки экзотегмена *L. ucranicum* по сравнению с клетками *L. tauricum* более толстостенные, вытянутые больше в радиальном, а не в тангенциальном направлении.

Таким образом, как было показано выше, от исследованных представителей секции *Syllinum L. nodiflorum* отличается более крупными клетками экзотесты с более толстыми наружными переклинальными стенками, разрывающимися с одной и той же стороны, образуя рисунок, напоминающий чешуйки, и крупными, толстостенными клетками экзотегмена. Кроме того, *L. nodiflorum* по сравнению с другими изученными видами имеет более гладкую поверхность семян. Клетки поверхности семени этого вида удалось рассмотреть только на больших увеличениях СЭМ (×1000 и больше). При малых увеличениях (×300), на которых снималась ультраскульптура поверхности других исследуемых видов, поверхность выглядела идеально гладкой. Семена *L. nodiflorum* имеют зеленоватый оттенок, тогда как семена других исследованных видов обычно светло-коричневые или темно-коричневые.

Следует отметить, что в литературе имеются данные о кариологических отличиях *L. nodiflorum* от некоторых представителей секции *Syllinum*. Так, в работе И. В. Носовой с соавт. (2005) отмечено, что кариотип *L. nodiflorum* отличается

от кариотипов *L. flavum* и *L. capitatum* Kit. ex Schultes. Последние два вида имеют по 28 хромосом и еще 1—3 добавочных В-хромосомы. Авторы отмечают, что у льнов В-хромосомы обнаружены впервые у этих двух видов. В кариотипе *L. nodiflorum* обнаружено 26 хромосом, а В-хромосомы не обнаружены.

Совокупность приведенных выше отличительных морфологических, анатомических и кариологических признаков *L. nodiflorum* дает нам основание выделить этот вид из секции *Syllinum* в новую монотипную секцию *Tubilinum* Svetlova.

Linum L. sect. Tubilinum Svetlova sect. nov. — *Linum* sect. *Syllinum* Griseb., 1843, Spicil. Fl. Rumel. 1 : 115, p. p., quoad *L. nodiflorum*; P. H. Davis, 1967, Fl. Turk. 2 : 428, p. p., quoad *L. nodiflorum*; Ockendon a. Walters, 1968, in Fl. Europ. 2 : 206, p. p., quoad *L. nodiflorum*; Rech. f., 1974, Fl. Iran. 106 : 3, p. p., quoad *L. nodiflorum*; Т. В. Егорова, 1996, во Фл. Вост. Евр. 9 : 351, p. p., quoad *L. nodiflorum*; она же, 2000, Бот. журн. 85, 7 : 166, p. p., quoad *L. nodiflorum*. — *Linum* subgen. *Syllinum* (Griseb.) Planch. ser. *Limoniopsis* Planch., 1847, Lond. Journ. Bot. 6 : 598, p. p., quoad *L. nodiflorum*. — *Linum* subgen. *Limoniopsis* (Planch.) Juz. ser. *Nodiflora* Juz., 1949, во Фл. СССР 14 : 130, p. p., nom. inval., descr. ross.

Folia alterna, basi cum glandulis 2 stipularibus, marginibus et interdum subtus ad nervos denticulata, glabra. Pedicelli breves. Sepala lanceolata, marginibus ciliata, nervo solitaria carinato. Petala flava. Filamenta coalescentia, capsulam amplexa et tubum assurgentem formantia. Stigmata oblongo-elliptica. Flores homostyli. Herbae annuae. Caules cum alis angustissimis a basi foliorum decurrentibus. — Sectio monotypica.

Typus: *L. nodiflorum* L.

Листья очередные, с 2 коричневыми стипулярными железками при основании, по краям, а иногда и снизу по жилкам мелкозубчатые, голые. Цветоножки короткие. Чашелистики ланцетные, по краям реснитчатые, с одной килевидно выступающей жилкой. Лепестки желтые. Тычиночные нити сросшиеся, охватывающие коробочку и образующие возвышающуюся над ней трубку. Рыльца продолговато-эллиптические. Цветки гомостильные. Однолетние растения. Стебли с очень узкими крыльями, низбегающими от основания листьев. — Монотипная секция.

Тип: *L. nodiflorum* L.

L. nodiflorum L., 1753, Sp. Pl.: 280; P. H. Davis, 1967, Fl. Turk. 2 : 434; Ockendon a. Walters, 1968, in Fl. Europ. 2 : 208; Т. В. Егорова, 1973, во Фл. Арм. 6 : 196: она же, 1996, во Фл. Вост. Евр. 9 : 353; она же, 2000, Бот. журн., 85, 7 : 168; Rech. f., 1974, Fl. Iran. 106 : 8; Доброч., 1987, в Опред. высш. раст. Укр.: 216; Mosyakin a. Fedor., 1999, Vasc. Pl. Ukr. Nomencl. checklist: 246; Sharifnia a. Assadi, 2001, in Fl. Iran, fam. 34 : 12. — *L. luteolum* Bieb., 1808, Fl. Taur. Cauc. 1 : 256; Гроссг., 1932, Фл. Кавк. 3 : 14; он же, 1949, Опред. раст. Кавк.: 170; Юз., 1949, во Фл. СССР 14 : 139; Сахокия, 1962, в Гроссг., Фл. Кавк., изд. 2, 6 : 41; Чернова, 1972, в Опред. высш. раст. Крыма: 291; Галушко, 1980, Фл. Сев. Кавк. 2 : 187.

Описан из Италии («Habitat in Italiae pratis argillosis»). Lectotypus (Davis, 1967 : 434; Светлова, hic designatus): Herb. Linn. N 396.36 (LINN, photo LE!).

На сухих каменистых и мелкоземистых травянистых склонах, у дорог, на окраинах полей. — **Зап. Европа:** южные регионы от юго-восточной Франции до Европейской Турции. — **Россия.** Вост. Кавказ:[1] (В. Сулак.: долина р. Сулак, Ман.-Самур.), Зап. Закавк. (Туап.-Адл.: окр. Туапсе). — **Вост. Европа.** Украина: Крым (юг). — **Зап. Азия.** Грузия: Центр. (Карт.-Ю. Ос., Триал.-Н. Карт.) и Юго-Зап. (Месх.: Аспиндза) Закавказье; Армения: Вост. (Мург.-Муровд.) и Южн. (Ерев.:

---

[1] Распространение на Кавказе дано по районам, принятым в работе «Конспект флоры Кавказа» (2003).

окр. Еревана, Дар., Занг.) Закавказье; Азербайджан: Вост. Кавказ (Кубин.), Вост. (Ширв., Иорск.-Шек., Н. Кур., Караб.) и Южн. (Нах., Мегр.-Зан.: Зангеланский р-н, Ю. Караб.) Закавказье, Талыш. — **Юго-Зап. Азия:** Турция, Сирия, Ирак, Иран.

Благодарности

Автор выражает искреннюю благодарность Т. В. Егоровой за большую помощь при проведении исследования и написании данной статьи, О. В. Яковлевой за помощь при освоении метода электронной микроскопии, многочисленные консультации и критический просмотр рукописи при подготовке ее к печати, а также Л. А. Карцевой за помощь при работе на сканирующем электронном микроскопе.

Работа выполнена в рамках программы президента РФ для поддержки ведущих научных школ (проект НШ-2198.2003.5) и гранта Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 04-04-49417).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Быкова О. П., *Яковлева О. В.* Слизевые клетки листа некоторых представителей рода *Alcea* L. // Раст. ресурсы. 1991. Т. 27. Вып. 2. С. 82—90.

Егорова Т. В. Сем. *Linaceae* DC. ex S. F. Gray — льновые // Флора Восточной Европы. СПб., 1996. Т. 9. С. 360—364.

Егорова Т. В. Таксономический обзор рода *Linum* (*Linaceae*) Флоры Кавказа // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 7. С. 164—176.

Конспект флоры Кавказа / Под ред. А. Л. Тахтаджяна. СПб., 2003. Т. 1. 201 с.

Носова И. В., *Семенова О. Ю.*, *Саматадзе Т. Е.* и др. Исследование структуры кариотипа и картирование рибосомных генов на хромосомах дикорастущих видов рода *Linum* с помощью флуоресцентной гибридизации *in situ* // Биологические мембраны. 2005. Т. 22. № 3. С. 244—248.

Сравнительная анатомия семян. СПб., 2000. Т. 6. 455 с.

Юзепчук С. В. Сем. льновые — *Linaceae* Dumort. // Флора СССР. М.; Л., 1949. Т. 14. С. 84—146.

Яковлева О. В., *Кравцова Т. И.* Ультраструктура клеток перикарпия *Urtica dioica* (*Urticaceae*) // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 7. С. 33—41.

Яковлева О. В., *Коробков А. А.*, *Бойко Э. В.* Строение слизесодержащих клеток в перикарпии семянок некоторых видов *Artemisia* (*Asteraceae*) // Бот. журн. 2002. Т. 87. № 9. С. 1—9.

Barthlott W. Epidermal and seed surface characters of plants: systematic applicability and some evolutionary aspects // Nordic J. Bot. 1981. Vol. 1. N 3. P. 345—355.

Boesewinkel F. D., *Bouman F.* Семейство *Linaceae* // Сравнительная анатомия семян. СПб., 2000. Т. 6. С. 10—13.

Davis P. H. Linaceae / P. H. Davis (ed.). Flora of Turkey and the East Aegean Islands. Edinburgh, 1967. Vol. 2. 581 p.

Grisebach A. Spicilegium florae rumelicae et bithynicae. Brunsvigae, 1843. Vol. 1. 407 p.

Ockendon D. J., *Walters S. M. Linum* L. // Flora Europaea. Cambridge, 1968. Vol. 2. P. 206—211.

Planchon J. E. Sur le famille des Lineés // London J. Bot. 1847. Vol. 6. P. 588—603.

SUMMARY

L. nodiflorum was previously included in the section *Syllinum* Griseb. On the basis of morphological and anatomical characters *L. nodiflorum* is segregated from the section *Syllinum* into the new monotypic section *Tubilinum* Svetlova.

УДК 582.736 Бот. журн., 2006 г., т. 91, № 2

© М. Ю. Гончаров, Г. П. Яковлев, М. Н. Повыдыш

НОВАЯ ПОДТРИБА *ALDINIINAE* ТРИБЫ *SWARTZIEAE* S. L. СЕМЕЙСТВА *FABACEAE* И НОВЫЕ ВИДЫ РОДА *ALDINA*

M. Yu. GONCHAROV, G. P. YAKOVLEV, M. N. POVYDYSH.

ON THE NEW SUBTRIBE *ALDINIINAE* OF THE TRIBE *SWARTZIEAE* S. L. (*FABACEAE*) AND NEW SPECIES OF THE GENUS *ALDINA*

Санкт-Петербургская химико-фармацевтическая академия
197322 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 14
Поступила 19.10.2005

Описана новая монотипная подтриба *Aldiniinae* в составе трибы *Swartzieae* s. l. Описано 4 новых вида рода *Aldina*, составлена карта ареалов новых видов.
Ключевые слова: новая подтриба *Aldiniinae*, *Aldina*, новые виды.

Род *Aldina* Endl. был описан J. Endlicher в 1840 г. и назван в честь итальянского врача и ботаника XVII в. Tobias Aldinus. Практически одновременно G. Bentham (1841) установил для единственного известного в то время вида родовое названия *Allania*, которое в настоящее время считается синонимом консервированного названия, данного Endlicher. На основании коллекции R. Spruce, собранной в 1850—1853 гг., G. Bentham (1870) описал еще несколько видов, включив их уже в род *Aldina*. В XX в. большой вклад в познание рода внес R. S. Cowan (1953, 1958, 1961) в серии публикаций, изданных в рамках работы над проектом «Botany of Guiana Highlands» на основании материалов, собранных во время экспедиций американских ботаников J. Kunhardt (1948—1949) и B. Maguire (1951—1953) в район Гвианского плоскогорья. К уже известным таксонам им было добавлено около 10 новых видов и разновидностей. В дальнейшем из района Венесуэльской Гвианы было описано еще несколько новых видов *Aldina* (Irwine, 1967; Cowan, Steyermark, 1984; Aymard, 1998). Последняя на сегодняшний день обработка рода была осуществлена Stergios и Cowan в 1999 г. для «Flora of Venezuelan Guayana». Она касается только видов, произрастающих в этом регионе. Помимо описанных таксонов, Stergios и Cowan наметили еще 7 видов, обозначив их литерами без описаний и типификации. Таким образом, в настоящее время род включает 14 действительно обнародованных таксонов видового ранга.

Положение рода *Aldina* в трибе *Swartzieae* DC s. l. недостаточно ясно. R. Polhill (1994) выделил род в особую неформальную группу (*Aldina* group), в которую включил также два африканских представителя трибы (роды *Cordyla* Lour. и *Mildbraediodendron* Harms), которые, впрочем, достаточно существенно отличаются от *Aldina* (в частности, отсутствием лепестков у венчика). Представители рода *Aldina* морфологически довольно значительно отличаются и от остальных родов, традиционно включавшихся в *Swartzieae* s. l. Так, от представителей выделенной Polhill *Swartzia* group (роды *Swartzia* Schreb., *Bobgunnia* Kirkb. et Wiersma, *Bocoa* Aubl., *Candolleodendron* Cowan) виды *Aldina* отличаются 4—6-членным, лишь слегка неправильным венчиком и одинаковой формы и длины тычинками (в отличие от *Swartzia*, где тычинки диморфные), а от представителей *Lecointea* group[1] sensu Polhill (роды *Lecointea* Ducke, *Zollernia* Nees, *Holocalyx* Micheli, *Exostyles* Schott, *Harleyodendron* Cowan) — формой бутонов и плодов, дорсальными пыльниками и многочисленными тычинками.

[1] В настоящее время представители этой группы выделены в особую трибу *Lecointeeae* M. Gonczarov et Yakovl. (Гончаров, Яковлев, 2005).

P. Herendeen (1995), используя методы кладистического анализа морфологических признаков представителей *Swartzieae* s. l., подтвердил, что *Aldina* действительно занимает достаточно изолированное положение в трибе.

Позднее H. Ireland с соавт. (Ireland et al., 1999) уже на основании анализа молекулярных данных ряда представителей *Swartzieae* s. l. и некоторых других родов архаичных мотыльковых подтвердили предположение R. Polhill об определенной близости *Aldina* к *Cordyla* и *Mildbraediodendron*, которые, по их мнению, образуют особую кладу («aldinoid clade») в пределах трибы. В этой же работе были продемонстрированы также довольно значительные отличия рода на молекулярном уровне от большинства других членов трибы. В частности, у исследованных представителей рода обнаружен так называемый «обращенный повтор» (50 kb inverted repeat), который не найден у большинства *Swartzieae* s. l. (например, у представителей так называемой swartzioid clade). Следует упомянуть также о работе I. Ferguson и J. Skvarla (1991), специально посвященной палинологическому исследованию представителей *Swartzia* и *Aldina*. Эти авторы показали, что строение пыльцы видов *Aldina* имеет значительные отличия от представителей прочих мотыльковых и наиболее близко к таковому у представителей трибы *Detarieae* (subfam. *Caesalpinioideae*).

По нашему мнению, *Aldina* представляет собой короткую базальную эволюционную ветвь, весьма рано отделившуюся от древнейших прабобовых (речь идет о вероятных общих предках мотыльковых и цезальпиниевых) и сохранившую признаки, характерные для наиболее архаичных представителей этих подсемейств. Вследствие этого представляется целесообразным выделить этот род в особую монотипную подтрибу *Aldiniinae* трибы *Swartzieae* s. l.

Tribus Swartzieae DC. subtribus Aldiniinae M. Gonczarov et Yakovl. subtribus nov.

Arbores. Folia imparipinnata, rarius unifoliolata. Corolla parum irregularis, petalis 4—6; stamina multa, monomorpha. Fructus ovoideus vel subglobosus, parietibus crassis, indehiscens, ad normam monospermus, rarius di-tetraspermus. — Subtribus monotypica.

Typus: *Aldina* Endl.

Affinitas. A tribu *Swartzieae* DC. corolla parum irregulare, cum petalis 4—6 (nec distincte zygomorpha, apetala vel monopetala) atque praesentia hypanthii differt. A tribu *Lecointeeae* M. Gonczarov et Yakovl. alabastris ovoideis vel obovatis (nec oblongis vel lanceolatis), antheris dorsalibus (nec basalibus) atque staminibus plurimis (nec numero 9—13) differt.

Деревья. Листья непарноперистосложные, реже однолисточковые. Венчик слегка неправильный, состоит из 4—6 лепестков; тычинки многочисленные, мономорфные. Плод яйцевидный или почти шаровидный, толстостенный, невскрывающийся, обычно односемянный (реже содержит 2—4 семени). — Монотипная триба.

Тип: *Aldina* Endl.

Родство. От трибы *Swartzieae* s. str. отличается слегка неправильным 4—6-членным венчиком (а не резко зигоморфным, безлепестным или однолепестковым) и наличием гипантия. От трибы *Lecointeeae* отличается шаровидными или обратнояйцевидными бутонами (а не продолговатыми или ланцетными), дорсальными пыльниками (а не базальными) и многочисленными тычинками (а не 9—13).

Представители рода *Aldina* — деревья, иногда весьма крупные (до 30 м выс.). Листья непарноперистосложные, реже 1-листочковые, без прилистников и прилистничков. Из характерных для рода признаков следует выделить достаточно крупный привлекательный венчик, состоящий из 4—6 лепестков белого цвета, и многочисленные мономорфные тычинки. У некоторых представителей рода на од-

ном гинофоре могут развиваться 2 или даже 3 завязи, что крайне необычно и нехарактерно для мотыльковых.

Виды рода *Aldina* распространены в северной части Южной Америки. Центр видового разнообразия — район Венесуэльской Гвианы (где встречается около 90 % видов рода, большинство из которых являются эндемиками этого региона), а также прилегающие к данному району территории (западная часть Бразильской Амазонии, Гайана). На востоке граница распространения рода проходит, по-видимому, в районе Манауса (*Aldina heterophylla* Spr. ex Benth., *A. amazonica* M. Gonczarov et Yakovl.), на западе ареал *Aldina*, по всей вероятности, ограничен территорией Гвианского плоскогорья (рис. 1).

Представители рода распространены во влажных тропических лесах, по берегам рек (районы так называемой «черной воды»), в том числе в затопляемых лесах (inundated forest), реже в сообществах саванного типа на высотах до 2000 м над ур. м. Как и многие представители тропической флоры, виды рода *Aldina* в большинстве своем имеют весьма узкий ареал.

Было проведено систематическое исследование рода на основе гербарных образцов и карпологической коллекции, полученных из Нью-Йоркского ботанического сада (NY) и Национального Гербария США (Вашингтон) (US). Было обнаружено несколько образцов, относящихся, по нашему мнению, к новым для науки видам. Что касается видов, обозначенных литерами B. Stergios и R. S. Cowan (1999), то Stergios (личное сообщение) намерен обнародовать эти виды в ближайшее время. Вследствие этого здесь публикуются лишь таксоны, не намеченные Stergios для обнародования.

1. Aldina stergiosii M. Gonczarov et Yakovl. sp. nov.

Arbor (?). Folia uni-trifoliata. Petioli glabri, 3—3.2 cm lg., petioluli glabri, 1.2—1.5 cm lg. Foliola glabra, splendida, chartacea, ovata, basi rotundato-obtusi-cuneata et apice acutato vel emarginato, 9.8—15.5 cm lg., 6.6—10 cm lt.; nervi primarii in jugis 10—13 despositi. Inflorescentia racemosa (racemis multiplex), pedunculi 50—55 cm lg., velutini, viriduloaurei, pedicelli 4—7 mm lg. Alabastra oblonga, velutina, viridulo-aurea, 7—15 mm longa, 5—8 mm lt. Calyx extra velutinus, intus glaber, 3—4 lacinatus formae irregularis. Petala numero 4—5, oblonga, obovata, glabra, 12—14 mm lg., 5—7 mm lt. Filamenta glabra, 8—9 mm lg., antherae linearis, ad 6 mm lg.; gynophorum 4 mm lg., ovarium oblongum, 6—7 mm lg., 2.7—3 mm lt., stylus filiformis, curvatus, 6—7 mm lg., stigma punctatum. Ovarium et gynophorum velutinum, stylus glaber. Fructus ignotus (fig. 2).

Typus: Brasil, Amazonas, Upper Rio Negro Basin. Morro de Seis Lagos. Antonio C. Weber and Alberto Knob, *1717* (NY).

Affinitas. A specie simili *A. latifolia* Spr. ex Benth. var. *latifolia* foliolulis ovoideis (nec oblongo-ellipticis); pedunculis longioribus — 50—55 cm (nec 15—20 cm) et gynophoro subbreviore quam ovarium (nec nujus longitudine duplo-triplo superante) differt.

Species in honorem botanici venezuelensis cl. Dr. B. Stergios (nat. 1950) qui hoc genus ad «Flora of Venezuelan Guayana» (in societate Cowan) elaboravit, nominatur.

Дерево (?). Листья 1—3-листочковые. Черешки голые 3—3.2 см дл., черешочки голые, 1.2—1.5 см дл. Листочки голые, блестящие, бумажистые, яйцевидные, с округло-тупоклиновидным основанием и заостренной или выемчатой верхушкой, 9.8—15.5 см дл., 6.6—10 см шир., число пар жилок первого порядка 10—13. Соцветие кистевидное (множественная кисть), цветоносы 50—55 см дл., бархатистые, зеленовато-золотистые, цветоножки 4—7 мм дл. Бутоны продолговатые, бархатистые, зеленовато-золотистые, 7—15 мм дл., 5—8 мм шир. Чашечка снаружи бархатистая, изнутри голая, разорванная на 3—4 доли неправильной формы.

Рис. 1. Ареал рода *Aldina* и местонахождения новых видов.
Сплошной линией обозначены установленные границы распространения представителей рода, пунктиром — предполагаемые границы распространения рода.
1 — A. stergiosii, 2 — A. speciosa, 3 — A. amazonica, 4 — A. microphylla.



Рис. 2. Новый вид *Aldina stergiosii* M. Gonczarov et Yakovl. (по типу).

Лепестки в числе 4—5, продолговатые, обратнояйцевидные, голые, 12—14 мм дл., 5—7 мм шир. Тычиночные нити голые, 8—9 мм дл., пыльники линейные, до 6 мм дл. Гинофор 4 мм дл., завязь продолговатая, 6—7 мм дл., 2.7—3 мм шир., столбик нитевидный, изогнутый, 6—7 мм дл., рыльце точечное. Завязь и гинофор бархатистые, столбик голый. Плод неизвестен (рис. 2).

Тип: Brasil, Amazonas, Upper Rio Negro Basin. Morro de Seis Lagos. Antonio C. Weber and Alberto Knob. *1717* (NY).

Родство. Сходен с *A. latifolia* var. *latifolia*, от которого отличается яйцевидными листочками (а не продолговато-эллиптическими); более длинными цветоносами — 50—55 см (а не 15—20 см) и гинофором слегка короче завязи (а не в 2—3 раза превышающим ее по длине).

Вид назван в честь венесуэльского ботаника Dr. B. Stergios (р. 1950), выполнившего (вместе с Cowan) обработку рода для «Flora of Venezuelan Guayana».

2. Aldina speciosa M. Gonczarov et Yakovl. sp. nov.

Arbor ad 6 m alta. Folia uni-trifoliata. Petioli glabri, 4—6 cm lg., petioluli glabri, 0.9—1.3 cm lg. Foliola lucide viridia, subcoriacea, supra glabra, subtus pilis albidis, raripubescentia, oblonga, anguste elliptica, basi rotundo-cuneata et apice acutato, 12.6—

18.3 cm lg., 6.8—7.4 cm lt.; nervi primarii in jugis 8—9 despositi. Inflorescentia racemosa (inflorescentiae multae), fascicularis, (a basi valde ramificaus), pedunculi multi 22—24 cm lg., velutini, flavescentes, pedicelli 3—5 mm lg. Alabastra oblonga, obovata, velutina, flavescentia, 14—18 mm lg., 7—12 mm lt. Calyx extra flavido-velutinus, intus glaber; 2—3 laciniatus formae irregularis. Petala numero 4—5, alba, oblonga, obovata, glabra, 16—18 mm lg., 9—12 mm lt. Filamenta glabra, 10—12 mm lg.; antherae cremeae, lineares, 6—7 mm lg. Gynophorum 3 mm lg.; ovarium oblongum, 6 mm lg., 2 mm lt.; stylus valde curvatus, 3—4 mm lg., stigma punctatum. Ovarium et gynophorum velutinum cremeum; stylus glaber. Fructus ignotus (fig. 3).

Typus: Venezuela, EDO Amazonas. Sierra Cuao-Sipapo. A. Gröger, 16.02.1993, *754* (NY).

Affinitas. A specie simili *A. reticulata* Spr. ex Benth. foliolulis opacis (nec nitentibus), pubescentia pedunculorum et alabastrorum cremea (nec aurea) et stylo curvato (nec recto) differt.

Epitheton specificum in hujus species habitum amoenum indicat.



Рис. 3. Новый вид *A. speciosa* M. Gonczarov et Yakovl. (по типу).

Дерево до 6 м выс. Листья 1—3-листочковые. Черешки голые, 4—6 см дл., черешочки голые, 0.9—1.3 см дл. Листочки светло-зеленые, почти кожистые, сверху голые, снизу с редким опушением из беловатых волосков, продолговатые, узкоэллиптические, с округло-клиновидным основанием и заостренной верхушкой, 12.6—13.8 см дл., 6.8—7.4 см шир., число пар жилок первого порядка 8—9. Соцветие кистевидное (кисти многочисленные), пучковое (сильно ветвится от основания), цветоносы многочисленные, 22—24 см дл., бархатистые, желтоватые, цветоножки 3—5 мм дл. Бутоны продолговатые, обратнояйцевидные, бархатистые, желтоватые, 14—18 мм дл., 7—12 мм шир. Чашечка снаружи желтовато-бархатистая, изнутри голая, разорванная на 2—3 доли неправильной формы. Лепестки в числе 4—5, белые, продолговатые, обратнояйцевидные, голые, 16—18 мм дл., 9—12 мм шир. Тычиночные нити голые, 10—12 мм дл., пыльники кремовые, линейные, 6—7 мм дл. Гинофор 3 мм дл., завязь продолговатая, 6 мм дл., 2 мм шир., столбик сильно искривленный, 3—4 мм дл., рыльце точечное. Завязь и гинофор бархатистые, кремовые, столбик голый. Плод неизвестен (рис. 3).

Тип: Venezuela, EDO Amazonas. Sierra Cauo-Sipapo. A. Gröger, 16.02.1993, *754* (NY).

Родство. Сходен с *A. reticulata* Cowan, от которого отличается матовыми листочками (а не блестящими), кремовым опушением цветоносов и бутонов (а не золотистым) и искривленным столбиком (а не прямым).

Видовой эпитет указывает на привлекательный внешний облик данного вида.

3. Aldina amazonica M. Gonczarov et Yakovl. sp. nov.

Arbor ad 20 m alta. Folia tri-quinquefoliata. Petioli glabri, 6—6.7 cm lg., petioluli glabri, 0.5—0.8 cm lg. Foliola chartacea, glabra, elliptica vel anguste elliptica, basi cuneata apice attenuato, 7.8—10.2 cm lg., 2.7—5.5 cm lt.; nervi primarii in jugis 6—9 despositi. Nervi in pagina inferiori distincti. Inflorescentia racemosa (racemis multiplex), pedunculi 14—16 cm lg., setosi, pedicelli 3—5 mm lg. Alabastra elliptica vel suborbiculata, velutina, 8—11 mm diam. Calyx extra velutinus, intus glaber, 2—3 lacinatus formae irregularis. Petala numero 4—5, flavescentia, oblonga, glabra, 15—17 mm lg., 5—9 mm lt. Filamenta glabra, 10—16 mm lg.; antherae cremeae, lineares, 6—8 mm lg. Gynophorum 5—8 mm lg.; ovarium oblongo-ellipticum, 7—11 mm lg., 4—6 mm lt.; stylus rectus vel parum curvatus, 5—8 mm lg., stigma punctatum. Ovarium atque gynophorum subglabrum; stylus glaber. Fructus (e schedula) griseo-brunneus, lenticularis, intus purpureus (fructus immaturus — viridis) (fig. 4).

Typus: 813 Brazil, Amazonas, Camanaus, Igarape Caçabu, mata baixa, solo arenoso. O. C. Nascimiento 27.10.1978 (US).

Affinitas. A specie simili *A. berryi* Cowan et Steyerm. foliolulis ellipticis vel anguste-ellipticis (nec ovoideis vel oblongo-ovoideis), pedunculis setosis, 14—17 cm lg. (nec dense pilosis, 7—11 cm lg.) differt.

Дерево до 20 м выс. Листья 3—5-листочковые. Черешки голые, 6—6.7 см дл., черешочки голые, 0.5—0.8 см дл. Листочки бумажистые, голые, эллиптические или узкоэллиптические, с клиновидным основанием и оттянутой верхушкой, 7.8—10.2 см дл., 2.7—5.5 см шир.; число пар жилок первого порядка 6—9. Жилки хорошо заметны с нижней стороны. Соцветие кистевидное (множественная кисть), цветоносы 14—16 см дл., щетинистые, цветоножки 3—5 мм дл. Бутоны эллиптические или почти округлые, бархатистые, 8—11 мм в диам. Чашечка снаружи бархатистая, изнутри голая, разорванная на 2—3 доли неправильной формы. Лепестки в числе 4—5, желтоватые, продолговатые, голые, 15—17 мм дл., 5—9 мм шир. Тычиночные нити голые, 10—16 мм дл., пыльники кремовые, линейные, 6—8 мм дл. Гинофор 5—7 мм дл., завязь продолговато-эллиптическая, 7—11 мм дл., 4—6 мм шир.,

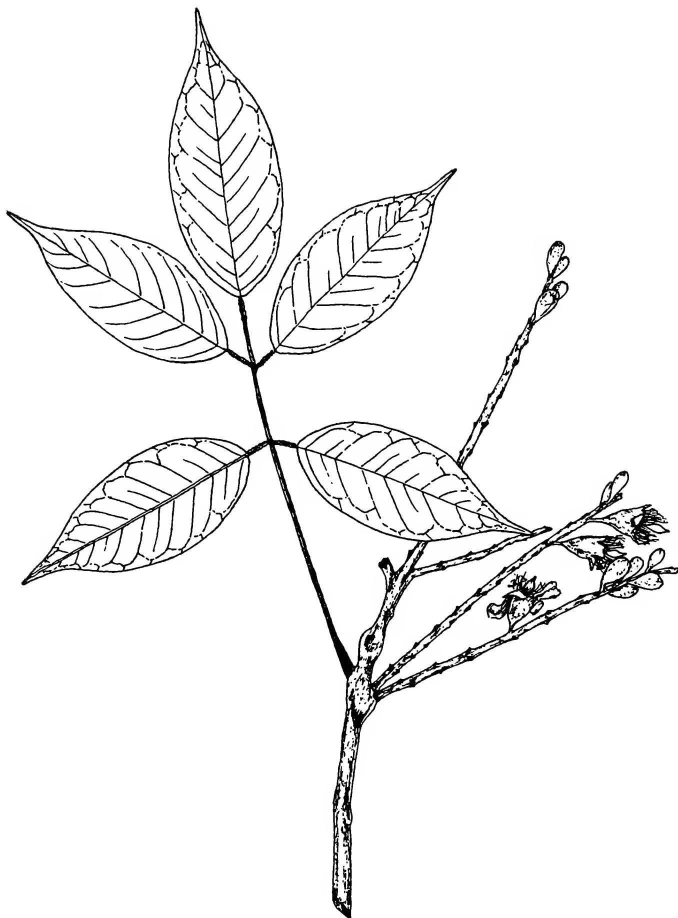


Рис. 4. *Aldina amazonica* M. Gonczarov et Yakovl. (по типу).

столбик прямой или слегка изогнутый, 5—8 мм дл., рыльце точечное. Завязь и гинофор почти голые, столбик голый. Плод (по этикетке) серо-коричневый, чечевитчатый, изнутри пурпурный (незрелый плод — зеленый) (рис. 4).

Тип: 813 Brazil, Amazonas, Camanaus, Igarape Caçabu, mata baixa, solo arenoso. O. C. Nascimiento 27.10.1978 (US).

Паратипы (paratypi): 15011, Brazil, Amazonas, Rio Cueiras, just below mouth of Rio Branchino. Forrest on terra firme. G. T. Prance, D. T. Prance, D. F. Coelho, O. P. Monteiro 28.09.1971 (US); ibid., Reserva Florestal Walter Egler, road Manaos—Itacotiara, km 64. G. T. Prance, J. F. Ramos, L. G. Farias, D. F. Coelho 17.12.1968 (US).

Родство. Сходен с *A. berryi* Cowan et Steyerm., от которого отличается эллиптическими или узкоэллиптическими листочками (а не яйцевидными или продолговато-яйцевидными), щетинистыми цветоносами 14—17 см дл. (а не густоволосистыми 7—11 см дл.).

4. Aldina microphylla M. Gonczarov et Yakovl. sp. nov.

Arbuscula 4—6 m alta. Folia tri-septifoliata, imparipinnata. Petioli glabri, 4.1—4.6 cm lg., petioluli glabri 0.9—1.1 cm lg. Foliola compacta, coriaria, glabra. elliptica, oblonga vel ovoidea, basi rotundo-cuneata et apice acutato, 4.5—7 cm lg., 2.2—

3.8 cm lt.; nervi primarii in jugis 7—10 despositi; nervi parce distincti. Inflorescentia racemosa (racemis multiplex); pedunculi 13—18 cm lg., velutini, ferrugineo-pubescentis; pedicelli 2—4 mm lg. Alabastra oblonga vel subrotunda, tomentosa, 11—14 mm lg., 7—9 mm lt. Calyx extra velutinus, intus glaber, 3—4 lacinatus formae irregularis. Petala numero 4—5, alba, oblonga, glabra, 12—15 mm lg., 6—8 mm lt. Filamenta glabra, 11—14 mm lg.; antherae lineares, 6—7 mm lg. Gynophorum 6—8 mm lg.; ovarium oblongo-ellipticum, 7—9 mm lg., 5—6 mm lt.; stylus brevis, rectus, 3—5 mm lg.; stigma punctatum. Ovarium et gynophorum tomentoso-pubescens; stylus glaber. Fructus (e schedula) ferrugineoviridis (fig. 5).

Typus: 6846 Brasil, Amazonas, Serro Araca W slope of southern massif. J. Pipoly, G. Samuels 20.03.1984 (US).

Affinitas. A specie simili *A. heterophylla* Spr. ex Benth. foliolis minoribus et oblongis (nec ovoideis vel lanceolatis, 8.5—11.5 cm lg.), inflorescentiis racemosis (nec densis, paniculatis) et alabastris 11—14 mm lg. (nec 7—8 mm) differt.

Epitheton specificum in hujus speciei generis *Aldina* characterem indicat: folia parvula, magnitudine omnibus speciebus generis practice cedunt.

Деревце 4—6 м выс. Листья 3—7-листочковые, непарноперистые. Черешки голые, 4.1—4.6 см дл., черешочки голые, 0.9—1.1 см дл. Листочки плотные, кожистые, голые, эллиптические, продолговатые или яйцевидные, с округло-клиновидным основанием и острой верхушкой, 4.5—7 см дл., 2.2—3.8 см шир.; число пар жилок первого порядка 7—10; жилки плохо заметны. Соцветие кистевидное (множественная кисть); цветоносы 13—18 см дл., бархатистые, ржавоопушенные; цветоножки 2—4 мм дл. Бутоны продолговатые или почти округлые, войлочные, 11—14 мм дл., 7—9 мм шир. Лепестки в числе 4—5, белые, продолговатые, голые, 12—15 мм дл., 6—8 мм шир. Тычиночные нити голые, 11—14 мм дл.; пыльники



Рис. 5. *Aldina microphylla* M. Gonczarov et Yakovl. (по типу).

линейные, 6—7 мм дл. Гинофор 6—8 мм дл., завязь продолговато-эллиптическая, 7—9 мм дл., 5—6 мм шир., столбик короткий, прямой, 3—5 мм дл., рыльце точечное. Завязь и гинофор войлочноопушенные, столбик голый. Плод (по этикетке) ржаво-зеленый (рис. 5).

Тип: 6846 Brasil, Amazonas, Serro Araca W slope of southern massif. J. Pipoly, G. Samuels 20.03.1984 (US).

Паратип (paratypus): 7151 Brasil, Amazonas, Prata do Serro do Araca, 200 km ao norte de Barcelos. M. G. da Silva mar. 84 (NY).

Родство. Сходен с *A. heterophylla* Spr. ex Benth., от которого отличается более мелкими (4.5—7 см дл.) эллиптическими и продолговатыми листочками (а не яйцевидными или ланцетными, 8.5—11.5 см дл., кистевидными соцветиями (а не густыми метельчатыми) и бутонами 11—14 мм дл. (а не 7—8 мм).

Видовой эпитет указывает на характерную особенность данного вида *Aldina*: небольшие листья, уступающие по размеру практически всем представителям рода.

Благодарности

Авторы благодарят администрацию Национального гербария США (Вашингтон) (US) и Гербария Нью-Йоркского ботанического сада (NY) за материалы, предоставленные для работы; Т. В. Егорову за ценные советы и консультации; Н. Н. Надель за помощь при переводе латинской части текста.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Гончаров М. Ю., *Яковлев Г. П.* О новой трибе *Lecointeeae* и о роде *Zollernia* // Бот. журн. 2005. Т. 90. № 6. С. 910—926.

Aymard C. G. The new species of *Aldina* (*Swartzieae*, *Leguminosae*) from Venezuela // Novon. 1998. Vol. 8. N 4. P. 311—312.

Cowan R. S. Botany of Guiana Highlands // Mem. New York Bot. Gard. 1953. Vol. 8. P. 107—109; 1958. Vol. 10 (1). P. 145—146; 1961. Vol. 10 (4). P. 70.

Cowan R. S., *Steyermark J. A.* // Ann. Missouri Bot. Gard. 1984. Vol. 71. P. 312.

Endlicher J. S. L. Genera Plantarum secunda. Vindobonae. 1836—1840. 1473 p.

Ferguson I. K., *Skvarla J. J.* Pollen morphology of the tribe *Swartzieae* (*Fabaceae*). 2. Genus *Swartzia* Schreb. and *Aldina* Endl. // Rev. Palaeobot. Palinol. 1991. Vol. 26. N 1—2. P. 91—109.

Herendeen P. S. Phylogenetic relationships of the *Swartzieae* / Ed. by D. Crisp, J. Doyle. Advances in Legume systematics. 1995. Vol. 7. P. 123—133.

Ireland H., *Pennington R.*, *Preston J.* Molecular systematics of the *Swartzia* // Ed. by P. Herendeen, A. Bruneau. Advances in Legume Systematics. 1999. Vol. 9. P. 217—233.

Irwine H. S. New combination of *Aldina* (*Swartzieae*, *Fabaceae*) from Venezuelan Guayana // Acta Bot. Venez. 1967. Vol. 2. P. 18—20.

Martius F. K. Flora brasiliensis. Leipzig, 1870—1876. Vol. 15. Pt 2. P. 9—15.

Polhill R. M. Classification of the *Leguminosae* / Ed. by F. Bisby, J. Buckingham, M. Adams, P. Harbourn. Phytochemical Dictionary of the *Leguminosae*. 1994. Vol. 1. 494 p.

Stergios B., *Cowan R. S. Aldina* / Ed. by P. E. Berry, K. Yatskevich, B. K. Holst. Flora of the Venezuelan Guayana. Saint-Louis, 1999. Vol. 5. P. 245—253.

SUMMARY

The new monotypic tribe *Aldiniinae* M. Gonczarov et Yakovl. from the tribe *Swartzieae* s. l. is evaluated. 4 new species of *Aldina* from Venezuela and Brasil are described. The map of geographical distribution for these new species is presented in the paper.

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 582.33 (470.21)

© Н. А. Константинова,[1] Е. А. Боровичев[2]

К ФЛОРЕ ПЕЧЕНОЧНИКОВ (*HEPATICAE*) МУРМАНСКОЙ ОБЛАСТИ

N. A. KONSTANTINOVA, E. A. BOROVICHEV. TO THE LIVERWORT (*HEPATICAE*) FLORA OF MURMANSK REGION

[1] Полярно-Альпийский ботанический сад-институт КНЦ РАН
184256 Кировск-6, Мурманской обл.
E-mail: nadya_k@aprec.ru
[2] Петрозаводский государственный университет
Республика Карелия, Петрозаводск, ул. Ленина, 33
E-mail: borovichev@yandex.ru
Поступила 19.05.2005
Окончательный вариант получен 22.06.2005

Приводятся 4 новых для Мурманской обл. таксона печеночников: *Calypogeia suecica*, *Lejeunea cavifolia*, *Scapania lingulata*, *Lophozia pellucida*. Сообщается о новых местонахождениях 4 редких в области видов. Обсуждаются распространение видов, их морфологические особенности.

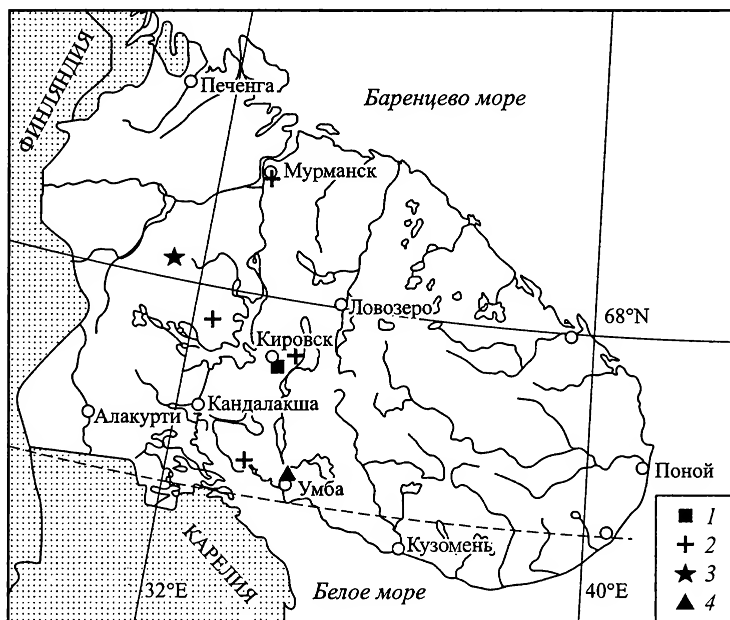
Ключевые слова: печеночники, новые и редкие виды, морфология, распространение, Мурманская область.

Мурманская область — один из наиболее хорошо изученных регионов России в отношении печеночников. Тем не менее практически ежегодно здесь выявляются новые для области виды (Константинова и др., 1993; Константинова, 2000а; Константинова, 2001; Bakalin, 2001). В ходе изучения образцов из коллекций, собранных в предыдущие годы, неидентифицированных или определенных, но до сих пор неопубликованных, а также сборов 2004 г., обнаружены новые для области виды, среди которых несколько малоизученных и редких в мире печеночников. Наши данные позволяют уточнить распространение, экологию и диапазон изменчивости этих таксонов. Кроме того, выявлены новые местонахождения видов, известных ранее из одной-трех точек в области. В приводимом ниже списке виды расположены по алфавиту, названия сопутствующих печеночников даются по Н. А. Константиновой и соавт. (Konstantinova et al., 1992). Координаты указываются только для точек, в которых они измерялись при помощи GPS. При цитировании этикеток использованы следующие сокращения фамилий коллекторов: В. Б. — В. А. Бакалин; Н. К. — Н. А. Константинова; Е. Б. — Е. А. Боровичев. Для критических и малоизвестных видов указываются характерные морфологические особенности. Помимо распространения в Мурманской обл. обсуждается распространение в мире и России.

Все образцы хранятся в гербарии Полярно-Альпийского ботанического сада-института (ПАБСИ) КНЦ РАН (KRABG). Дублеты новых для области видов переданы в гербарий Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН (LE).

Calypogeia suecica (Arnell et J. Perss.) Müll. Frib. — Терский р-н, к северу от пос. Умба, в заболоченном ельнике на левом берегу р. Рума (66°45′60″ с. ш., 34°21′51″ в. д., см. рисунок), на комле пня березы на древесине, в смеси с *Cephalozia bicuspidata* (L.) Dumort., *C. lunulifolia* (Dumort.) Dumort., *Blepharostoma trichophyllum* (L.) Dumort., *Scapania apiculata* Spruce, *S. scandica* (Arnell et H. Buch) Macvicar (507-23с-04, Н. К.) и там же по слабосгнившему стволу ели, вместе с *Liochlaena laceolata* и примесью *Cephalozia bicuspidata*, *C. lunulifolia* (507-18-04, Н. К.). В обоих образцах много растений с выводковыми почками. Растения характерного облика, мелкие, (0.5) 0.75—1.4 (1.8) мм шир., клетки в середине листа в среднем 26 мкм, амфигастрии с заостренными лопастями и одним или чаще двумя боковыми выступами или зубцами, клетки в амфигастриях почти изодиаметрические, 26—28 мкм диаметром, или отдельные несильно удлиненные и тогда до 28 × 36 мкм, большинство масляных телец из одной-трех отдельностей. Габитуально сходный с обсуждаемым видом *Calypogeia muelleriana* (Schiffn.) Müll. Frib. отличается более крупными размерами растений (ширина побега у нее более 2 мм) и клеток листа (в среднем 35—40 мкм шир.), формой амфигастриев, лопасти которых чаще тупые и зубцы или выступы на боковых сторонах обычно не развиты, сильно удлиненными клетками амфигастриев и гроздевидными масляными тельцами, состоящими преимущественно из (4)6—12 отдельностей.

C. suecica бореальный циркумполярный вид, спорадически встречающийся на севере Фенноскандии (Söderström, 1995). В Мурманской обл. вид ранее не находили, что связано, скорее всего, с тем, что основное внимание уделялось обследованию горных районов, в то время как этот печеночник характерен для старовозраст-



Местонахождения новых для Мурманской обл. видов.

1 — *Lophozia pellucida* R. M. Schust., *2* — *Scapania lingulata* H. Buch, *3* — *Lejeunea cavifolia* (Ehrh.) Lindb., *4* — *Calypogeia suecica* (Arnell et J. Perss.) Müll. Frib.

ных еловых лесов. В нашем регионе вид находится на северном пределе распространения и в дальнейшем можно ожидать новых находок его в малонарушенных еловых лесах, участки которых сохранились в основном на юге и западе области.

Lejeunea cavifolia (Ehrh.) Lindb. — Лапландский заповедник, Сальные тундры, верховье реки Вува, скалы южной экспозиции, высота 650 м над ур. м. к западу от высоты 741.5 м, в основании влажной скальной стенки в сырой расщелине. Немногочисленные стерильные побеги среди *Metzgeria furcata* (L.) Dumort. (26 VII 2004, Е. Б.).

Вид нередкий в умеренных, преимущественно горных регионах: Атлантическая и Центральная Европа, Фенноскандия, Исландия, Фареры, Азия (Сибирь, Китай), Северная Африка (до Туниса и Алжира), Азорские и Канарские острова (Schuster, 1980), Северная Америка. В списке печеночников и антоцеротовых территории бывшего СССР (Konstantinova et al., 1992) приводится для Центральной России, Кавказа, Южного Урала, Восточной и Южной Сибири, Дальнего Востока и под вопросом для севера европейской части России. В опубликованных позже работах таксон указывается для двух регионов, относящихся в цитированном выше списке (Konstantinova et al., 1992) к северу европейской части России, в частности для юга Карелии (Бакалин, 1999) и для Ленинградской обл. (Потемкин, Андреева, 1999). Единственная точка нахождения в Арктике — низовья р. Лены (Константинова, Филин, 1997). Местонахождение в Лапландском заповеднике (см. рисунок) находится намного севернее ближайших местонахождений в Карелии (Ладожская Карелия) (Arnell, 1956), Паанаярви (Auer, 1944) и Финляндии (Söderström, 1995).

Lophozia pellucida R. M. Schust. — К югу от Хибинских гор, долина р. Черной (см. рисунок), глубокий антропогенный каньон (ранее добывали известняк), на пятне мелкозема на дне каньона, где вид представлен обширными куртинами, в которых все побеги с выводковыми почками, имеются также периантии (39-2a-03, Н. К.). Сопутствующие печеночники — *Aneura pinguis* (L.) Dumort. и *Saccobasis polita* (Nees) H. Buch. Вид представлен типовой разновидностью: клетки вдоль края листа в среднем около 34 мкм, в середине листа (32)34—37(43) × × 37—43(50) мкм, выводковые почки от бесцветных до буроватых и оранжево-буроватых, по цвету сходные с окраской верхушек лопастей листьев, звездчатые и треугольные, нередко с сильно выступающими углами, 32—36(45) мкм дл., масляные тельца многочисленные, в середине листа 9—18 в клетке, округлые, мелкие, (3)4—5(6—7) мкм.

L. pellucida — малоизвестный арктический почти циркумполярный вид, спорадически встречающийся в Арктике (Константинова, 2000б, карта 7). В Европе известны единичные местонахождения в Швеции и Норвегии (Söderström, 1995), одна точка — в Ненецком автономном округе (Константинова, Лавриненко, 2002), из Республики Коми (Дулин и др., 2003), в том числе из Печоро-Илычского заповедника (Безгодов и др., 2003). В Мурманской обл. ранее была найдена *Lophozia rubrigemma* R. M. Schust. (Константинова, 1996), которая в последнее время В. А. Бакалиным рассматривается как разновидность *Lophozia pellucida* — var. *rubrigemma* (R. M. Schust.) Bakalin (Дулин и др., 2003). Новая находка вида подтверждает наше предположение о более широком распространении его на севере России.

Scapania lingulata H. Buch. — Кандалакшский заповедник, Кандалакшский залив Белого моря, Порья губа, западный берег губы Шушпаниха, заросшая каменная

россыпь при основании скал, в сырой глубокой (около 2 м выс.) щели между камнями, на сырой каменной стенке, мелкие дерновины без примеси других видов (197-2-91, Н. К.); Восточные Хибины, выходы скал на южном берегу бухты Тулилухт (оз. Умбозеро), на уступе на склоне северо-восточной экспозиции в смеси с *Diplophyllum taxifolium* (Wahlenb.) Dumort., *Sphenolobus minutus* (Schreb.) Berggr., *Tritomaria quinquedentata* (Huds.) H. Buch, *Barbilophozia hatcheri* (A. Evans) Loeske, *Gymnomitrion concinnatum* (Lightf.) Corda, *Cephaloziella divaricata* (Sm.) Schiffn. (821-04-73, Н. К.); окраина г. Мурманска, зона отдыха к северо-востоку от конца ул. Книповича, в 200 м от шоссе Мурманск—Санкт-Петербург, сырые скальные выходы, поросшие березовым криволесьем, на песчаной почве на склончике к тропе, вид составляет основу плотных ковриков, в которых значительная примесь *Cephalozia bicuspidata* и *Gymnocolea inflata* (Huds.) Dumort. и немного *Isopaches bicrenatus* (Schmid. ex Hoffm.) H. Buch (356-6-06, Н. К.); Лапландский заповедник, Чуна-тундра, около 1 км выше Сейдъявра по ручью к Леммкору, в ельнике разнотравном, на боковой затененной стенке валуна (1-10-02, В. Б.).

S. lingulata — критический малоизученный таксон, отличия которого от близких видов из секции *Curtae* обсуждались неоднократно (Schuster, 1974, 1988; Potemkin, 1999; Paton, 1999). Большинство образцов из Мурманской обл. идентифицированы давно, однако из-за сомнений в правильности определения находки не были опубликованы. Повторное тщательное изучение материала убедило нас в правильности прежних определений. Растения из Мурманской обл. имеют характерную для вида окраску от зеленовато коричневатой в образцах из Кандалакшского заповедника до буровато-коричневых из Хибин и г. Мурманска. В образце из г. Мурманска имеется красноватая пигментация в основании листьев, что наблюдается и в образцах из Северной Америки (Potemkin, 1999). Клетки края листа во всех образцах сравнительно крупные, местами в одном-двух рядах с несколько более утолщенными стенками, что также отмечается как А. Д. Потемкиным (Potemkin, 1999), так и R. Schuster (1974), средняя величина клеток вдоль края 18—20(23) × (18)20—24(26) мкм. Характерны выводковые почки, отличающиеся от выводковых почек других сходных по габитусу крупноклеточных видов рода *Scapania* как размерами, так и разнообразием формы: от неправильно эллипсоидальных и тогда 12—15 × 23—28(31) мкм, до эллиптических с суженными, иногда удлиненными концами, треугольных и четырехугольных, последние могут быть более мелкими: 11—13 × 17—23 мкм. Нижняя лопасть в изученных образцах обычно вогнутая, нередко заканчивается небольшим заострением, образованным выступающей стенкой клетки или одной клеткой, края лопастей в верхней части нередко грубо-зубчатые. Масляные тельца (изучены в образце из Мурманска) (4)5—8(9) в клетках середины вентральной лопасти листа, зернистого строения, эллипсоидальные, 3—5 × 8—12 мкм, в клетках края отсутствуют или значительно мельче (около 3 мкм в диам.) и в меньшем числе (в основном 4 в клетке).

S. lingulata — арктобореальномонтанный вид, тяготеющий к районам с океаническим и субокеаническим климатом. Он известен из Фенноскандии (Buch, 1928; Arnell, 1956; Söderström, 1995, map 327), Северной Америки (Schuster, 1974; Potemkin, 1999), гор Средней и Атлантической Европы (Müller, 1956), Гренландии (Schuster, Damsholt, 1974; Schuster, 1988). В России представлен на Новой Земле (Арнелль, 1948), в Карелии (Бакалин, 1999), о-ве Большевик (Северная Земля (Потемкин, Матвеева, 2004)), Корякии (Константинова, Кузьмина, 2001) и, возможно,

на Ямале (Potemkin, 1999). Учитывая относительно широкое распространение вида в Фенноскандии (Söderström, 1995, map 327), находки его в Мурманской обл. (см. рисунок) не явились неожиданностью.

НОВЫЕ МЕСТОНАХОЖДЕНИЯ РЕДКИХ В МУРМАНСКОЙ ОБЛАСТИ ПЕЧЕНОЧНИКОВ

Kurzia pauciflora (Dicks.) Grolle. — Северо-восток Кольского п-ова, бассейн р. Иоканга, долина р. Золотая в 3 км к юго-западу от устья, в заболоченном кочковатом кустарничково-моховом ернике на берегу оз. Куроптьевского, при основании кочки среди мхов, немного в смеси с *Cephalozia leucantha* Spruce, *C. lunulifolia*, *Calypogeia neesiana* (C. Massal. et Carestia) Müll. Frib., *Sphenolobus minutus*, *Orthocaulis binsteadii* (Kaal.) H. Buch (52-2-97, Н. К.); 40 км к юго-западу от г. Мурманска, около 6 км к юго-востоку от оз. Вырмес (68°35′80″ с. ш., 32°33′30″ в. д.), на бугорковатом кустарничково-морошково-сфагново-зеленомоховом болоте, на кочке, немного в смеси с *Calypogeia sphagnicola* (Arnell et J. Perss.) Warnst. et Loeske, *Cephalozia leucantha*, *Mylia anomala* (Hook.) Gray, *Riccardia latifrons* (Lindb.) Lindb. (193-10-02, Н. К.); Терский р-н, северный берег Кандалакшского залива Белого моря (66°22′36″ с. ш., 35°43′16″ в. д.), окраина обводненного осоково-сфагнового болота, на кочке, в смеси с *Mylia anomala*, *Cephalozia lunulifolia*, *Riccardia latifrons* (503-6-04, Н. К.).

Ранее вид был выявлен в Кандалакшском заповеднике (Константинова, 1997) и в окрестностях с. Краснощелье (Шляков, Константинова 1982). Новые находки свидетельствуют о значительно более широком распространении вида в области.

Scapania apiculata Spruce. — Долгое время вид был известен в области только по литературным данным из юго-западного флористического района, где найден на гнилой ели вместе со *Scapania mucronata* H. Buch в ущелье Пюхякуру (Auer, 1944). Несколько лет назад обнаружен также в Лапландском заповеднике (Бакалин, 2004). Летом 2004 г. найден в Терском р-не области к северу от пос. Умба в пойме р. Рума (66°45′60″ с. ш., 34°21′51″ в. д.), в заболоченном ельнике на гниющем стволе ели (507-28-04, Н. К.) и на комле пня (507-23-04, Н. К.).

Protolophozia debiliformis (R. M. Schust. et Damsh.) Konstantinova. — Вид был известен в Мурманской обл. только из Ловозерских гор (Белкина и др., 1991). Как и предполагалось нами (l. с.), вид не так уж редок в горах области. В последние 3 года он найден на севере области в 40 км к юго-западу от г. Мурманска, в долине оз. Вырмес, при основании сырых скал на склоне северо-восточной экспозиции сопки Нижняя Кумажья, в смеси с *Gymnomitrion concinnatum*, *Lophozia sudetica* (Nees ex Huebener) Grolle, *L. savicziae* Schljakov (Н. К., 15 IX 2003) и в нескольких точках в Сальных тундрах в Лапландском заповеднике: на влажных скалах северо-западной экспозиции в котловине оз. Релтьярш, 700 м над ур. м. (Е. Б., 30 VII 2004); на перевале Печа-Вува, 600 м над ур. м., на каменистой россыпи вблизи снежника (22 VI 2004, Е. Б.); в верховьях ручья на вершине перевала горы Чильтальд, на приручейных камнях у снежника вместе с *Pleurocladula albescens* (Hook.) Grolle, *Scapania subalpina* (Nees ex Lindenb.) Dumort. (02 VII 2001, В. Б.); в Чуна-тундре в нижней части ущелья Леммкорр среди каменистой россыпи на камне, орошаемом текущей со снежника водой (27 VII 2002, В. Б.).

Tritomaria exsectiformis (Breidl.) Schiffn. ex Loeske. — Терский р-н, к северу от пос. Умба, пойма р. Рума (66°45′60″ с. ш., 34°21′51″ в. д.), в сыром березово-ело-

во-хвощевом лесу, на горелом еловом бревне (507-31-04, Н. К.) и на гниющем стволе ели, в смеси со *Scapania mucronata*, *Lophozia ventricosa* (Dicks.) Dumort. var. *longiflora* (Nees) Macoun, *Blepharostoma trichophyllum*, *Cephalozia bicuspidata* (507-27, 28-04, Н. К.). Ранее был найден в бассейне р. Кутсайоки (Auer, 1944), в среднем течении реки Поной (Шляков, Константинова, 1982) и на островах Кандалакшского залива Белого моря (Константинова, 1997).

Благодарности

Благодарим А. Н. Савченко за помощь в подготовке карты распространения видов в Мурманской обл. и А. Д. Потемкина за критические замечания. Мы также признательны администрации Лапландского заповедника за всевозможную помощь, оказанную при проведении работ на территории заповедника.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 00-04-48874, 03-04-49304, 03-04-49593).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Арнелль З. Печеночные мхи, собранные на Новой Земле и Вайгаче О. Экстам в 1901—1902 гг. // Бот. журн. 1948. Т. 33. № 2. С. 254.

Бакалин В. А. Печеночники Карелии // Arctoa. 1999. Т. 8. С. 17—26.

Бакалин В. А. Печеночники Лапландского биосферного заповедника / Н. А. Константинова. Печеночники и антоцеротовые заповедников России // Современное состояние биологического разнообразия на заповедных территориях России. Вып. 3. Лишайники и мохообразные. М., 2004. С. 236—273.

Безгодов А. Г., Гольдберг И. Л., Дулин М. В. и др. Дополнения к флоре Печоро-Илычского заповедника (Северный Урал) // Arctoa. 2003. Т. 12. С. 169—178.

Белкина О. А., Константинова Н. А., Костина В. А. Флора высших растений Ловозерских гор. СПб., 1991. 205 с.

Дулин М. В., Константинова Н. А., Бакалин В. А. К флоре печеночников республики Коми // Бот. журн. 2003. Т. 88. № 3. С. 45—52.

Константинова Н. А. Новые для Мурманской области и редкие печеночники с территории Кандалакшского заповедника (Северо-Запад России) // Бот. журн. 1996. Т. 81. № 8. С. 116—123.

Константинова Н. А. Печеночники Кандалакшского заповедника (острова и побережье Кандалакшского залива Белого моря). Апатиты, 1997. 46 с.

Константинова Н. А. Редкие печеночники (*Hepaticae*) Мурманской области и подходы к их охране // Бот. журн. 2000а. Т. 85. № 10. С. 121—134.

Константинова Н. А. Анализ ареалов печеночников севера Голарктики // Arctoa. 2000б. Т. 9. С. 29—94.

Константинова Н. А. Аннотированный список печеночников (*Hepaticae*) / Мохообразные и сосудистые растения территории Полярно-Альпийского ботанического сада (Хибинские горы, Кольский полуостров). Апатиты, 2001. С. 15—33.

Константинова Н. А., Кузьмина Е. Ю. К флоре печеночников Корякии (Северо-Восток России) // Arctoa. 2001. Т. 10. С. 103—114.

Константинова Н. А., Лавриненко О. В. К флоре *Hepaticae* Ненецкого автономного округа (северо-восток европейской части России) // Бот. журн. 2002. Т. 87. № 9. С. 43—49.

Константинова Н. А., Лихачев А. Ю., Белкина О. А. Дополнения и уточнения к «Конспекту флоры мохообразных Мурманской области» // Флористические и геоботанические исследования в Мурманской области. Апатиты, 1993. С. 6—44.

Константинова Н. А., Филин В. Р. Печеночники низовьев реки Лены (Восточная Сибирь) // Arctoa. 1997. Т. 7. С. 69—78.

Потемкин А. Д., Матвеева Н. В. Печеночники (*Hepaticae*) острова Большевик (архипелаг Северная Земля) // Бот. журн. 2004. Т. 89. № 10. С. 1554—1572.

Потемкин А. Д., Андреева Е. Н. Биоразнообразие Ленинградской области: IV. Мохообразные. Печеночники и антоцеротовые Ленинградской области // Тр. С.-Петербургского об-ва естествоиспытателей. Сер. 6. 1999. Т. 2. С. 261—170.

Шляков Р. Н., Константинова Н. А. Конспект флоры мохообразных Мурманской области. Апатиты, 1982. 222 с.

Arnell S. Hepaticae // Illustrated moss Flora of Fennoscandia. Lund, 1956. Vol. 1. 308 p.

Auer A. V. Kuusamon maksasammalkasviston aineistoa // Ann. Bot. Soc. «Vanamo». 1944. Vol. 21. N 1. 44 p.

Bakalin V. A. Notes on *Lophozia*. III. Some taxonomic problems in *Lophozia* sect. *Lophozia* // Arctoa. 2001. Vol. 10. P. 207—218.

Buch H. Die Scapanien Nordeuropas und Sibiriens. II. Systematischer Teil // Soc. Sci. Fenn. Comment. Biol. 1928. Vol. 3. N 1. 175 p.

Konstantinova N. A., Potemkin A. D., Schljakov R. M. Check-list of the *Hepaticae* and *Anthocerotae* of the former USSR // Arctoa. 1992. Vol. 1 (1—2). P. 87—127.

Konstantinova N. A., Potemkin A. D. Liverworts of the Russian Arctic: a annotated checklist and bibliography // Arctoa. 1996. Vol. 6. P. 125—150.

Müller K. Die Lebermoose Europas (Musci hepatici) / Rabenborst's Kryptogamen Flora. Lfg. 1—9. Leipzig. 1951—1958. 6 (3). 1365 p.

Paton J. A. The Liverwort flora of British Isles. 1999. 626 p.

Potemkin A. D. Scapania lingulata from Nevada — a new puzzle of the section *Curtae* (*Scapaniaceae, Hepaticae*) // Haussknechtia (Riclef-Grolle-Festschrift). 1999. Beih. 9. S. 291—298.

Schuster R. M. The *Hepaticae* and *Anthocerotae* of North America east of the hundredth meredian. New York—London. 1974. Vol. 3. 880 p.

Schuster R. M. The *Hepaticae* and *Anthocerotae* of North America east of the hundredth meredian. New York—London. 1980. Vol. 4. 1334 p.

Schuster R. M. The *Hepaticae* of South Greenland // Nova Hedwigia. 1988. Vol. 92. P. 1—255.

Schuster R. M., Damsholt K. The *Hepaticae* of West Greenland from ca. 66 N to 72 N // Meddel. Groenl. 1974. Vol. 199 (1). 373 p.

Söderström L. Preliminary distribution maps of bryophytes in Norden. Vol. 1. *Hepaticae* and *Anthocerotae*. Trondheim, 1995. 51 p.

SUMMARY

Four liverworts: *Calypogeia suecica* (Arnell et J. Perss.) Müll. Frib., *Lejeunea cavifolia* (Ehrh.) Lindb., *Scapania lingulata* H. Buch, *Lophozia pellucida* R. M. Schust. are reported for the first time from Murmansk Region. New localities for 4 species rare to the region (*Kurzia pauciflora* (Dicks.) Grolle, *Scapania apiculata* Spruce, *Protolophozia debiliformis* (R. M. Schust. et Damsh.) Konstantinova, *Tritomaria exsectiformis* (Breidl.) Schiffn. ex Loeske) are given. The world-wide distribution and diagnostic features of species new to Murmansk Region are discussed.

УДК 582.34 : 581.9 (47 + 57)

Бот. журн., 2006 г., т. 91, № 2

© О. М. Афонина,[1] Е. А. Игнатова,[2] А. И. Максимов[3]

STEREODON FERTILIS (PYLAISIACEAE, MUSCI) В РОССИИ

O. M. AFONINA, E. A. IGNATOVA, A. I. MAKSIMOV.

STEREODON FERTILIS (*PYLAISIACEAE, MUSCI*) IN RUSSIA

[1] Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Факс (812) 234-45-12
E-mail: afonina@OA9086.spb.edu
[2] Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова, биологический факультет
119992 Москва
E-mail: misha_ignatov@list.ru
[3] Институт биологии Карельского НЦ РАН,
185610 Петрозаводск, ул. Пушкинская, 11
Факс (814) 76-98-10
E-mail: maksimov@krc.karelia.ru
Поступила 15.06.2005

По результатам ревизии гербарных материалов установлено три достоверных местонахождения редкого европейского вида *Stereodon fertilis* на территории России — в Карелии, Псковской обл. и в Кабардино-Балкарии. Указания о нахождении этого вида на Дальнем Востоке и в Сибири были ошибочными, а для Ленинградской и Свердловской областей не были подтверждены из-за отсутствия гербарных образцов. Приводится описание и рисунок вида и карта распространения на территории России.

Ключевые слова: *Stereodon fertilis*, мхи, распространение, Россия.

Stereodon fertilis (Sendtn.) Lindb. in Broth. — редкий вид на территории России, распространение которого в свете последних систематических исследований нуждается в уточнении. Ранее этот вид (как *Hypnum fertile* Sendtn.) указывался для Ленинградской (Вьюнова, 1975) и Псковской (Абрамова, Абрамов, 1977) областей, Кавказа (Акатова, 2002), Урала (Навашин, 1888; Дьяченко, 1997), Алтая (Ignatov, 1990, 1994), отдельных районов Сибири и Дальнего Востока (Бардунов, Черданцева, 1982). Однако позднее (Ignatov et al., 1996) было установлено, что материал с Алтая относится к *Stereodon fauriei* (Card.) Ignatov et Ignatova. Отличия *S. fertilis* и *S. fauriei* обсуждаются Андо и Скофильдом (Ando et Schofield, 1999). По мнению этих авторов, *S. fertilis* распространен только в горных районах Центральной Европы, другие указания для Азии и Северной Америки являются недостоверными.

Мы провели ревизию гербарных материалов (IRK, LE, MHA, MW, VLA) главным образом с территории России. В результате этого было подтверждено мнение о том, что в азиатской части России *S. fertilis* не встречается. Образцы, на основании которых этот вид указывался для Дальнего Востока (Савич, 1923; Лазаренко, 1945; Бардунов, Черданцева, 1982), были отнесены к *S. fauriei*. Повторное исследование алтайских материалов подтвердило ранее сделанное заключение об отсутствии этого вида на Алтае (Ignatov et al., 1996). Образцы, предоставленные нам для изучения с территории Кавказского государственного заповедника Т. А. Акатовой, на основании которых *S. fertilis* указывался для Кавказа (Акатова, 2002), были переопределены как *Hypnum imponens* Hedw. Этот вид, хотя и имеет некоторое внешнее сходство с *S. fertilis*, но хорошо отличается от последнего целым рядом признаков. Прежде всего, *H. imponens* — двудомное растение, а *S. fertilis* — однодомное; в отличие от последнего оно более крупное, более ригидное; стебель без гиалодермиса, имеет красновато-коричневый оттенок; стеблевые листья более

широкие (0.6—0.8 против 0.35—0.50 мм); ушковая группа более заметная, образована почти квадратными, более толстостенными, чем у *S. fertilis*, клетками; псевдопарафиллии более крупные и многочисленные, широколанцетные и длиннореснитчатые по краю, в то время как у *S. fertilis* они узколанцетные и пильчатые по краю; коробочка у *H. imponens* прямостоячая или слабо наклоненная, а у *S. fertilis* она горизонтальная. Таким образом, указание *S. fertilis* для Кавказского заповедника было ошибочным.

Указание о нахождении *S. fertilis* в Свердловской обл. (Дьяченко, 1997) основано на данных С. Г. Навашина (1888) и, конечно, для нас было важно его уточнить. Но, к сожалению, не удалось найти образец, который Навашин собрал в Пермской губернии, по течению рек Бисерти и Уфы у горы «Соколов Камень» (ныне это территория Свердловской обл.), на основании которого вид был им указан. Коллекция мхов, собранная Навашиным, по-видимому, хранилась в Киевском университете, но, как сообщил на наш запрос В. М. Вирченко, кабинет С. Г. Навашина лет пять назад был расформирован, и его коллекции сейчас находятся в недоступном помещении Ботанического музея.

Для Ленинградской обл. *S. fertilis* приводится Г. В. Вьюновой (1975) по ее личным сборам. Согласно публикации, мох был собран в Лужском р-не у д. Серебрянка (58°35′ N, 29°37′ E), на берегу озера на гнилой древесине, VIII 1971. Но, к сожалению, в гербарии (LE) этот образец отсутствует. Указание вида для Псковской обл. (Абрамова, Абрамов, 1977) было нами подтверждено. Образец, собранный авторами публикации в 1939 г. в окрестностях ж.-д. ст. Дно, в местечке Гривочки, на пне в еловом лесу, хранится в гербарии (LE).

Недавно *S. fertilis* был обнаружен в Карелии, в Кондопожском районе, в заповеднике «Кивач» (Игнатов, Игнатова, 2004). Там он был собран дважды — в ельнике-кисличнике на опаде в 1982 г. и также в ельнике-кисличнике на гнилой древесине в 2003 г. Оба образца содержат растения со спорофитами (рис. 1, 2). Последняя находка этого вида была сделана в 2004 г. в Кабардино-Балкарии, между поселками Кара-Су и Бабугентом. Мох был найден в глубоком ущелье, на сыром гниющем стволе (Kharzinov et al., 2004).

S. fertilis очень близок к *S. fauriei* — виду, имеющему восточноазиатско-атлантическо-североамериканское распространение. Отличия этих двух видов обсуждаются в работах Ignatov с соавт. (1996) и Ando и Schofield (1999) и сводятся они к следующему: 1) стеблевые листья *S. fertilis* более узколанцетные, 1.4—2.4 × × 0.35—0.50 мм, и отношение ширины и длины листа составляет 20—25 % против 1.4—2.5 × 0.4—0.8 мм (28—35 %) у *S. fauriei*; 2) клетки пластинки листа длиннее, (50)60—100 против (40)50—80 μm; 3) ножки спорофитов короче, (1.0)1.5—2.5 против (1.0)1.5—4.0 см; 4) коробочки короче, 1.5—2.0 против 2.0—3.0 мм; 5) споры несколько мельче, (10)13—18(22) μm в диаметре против (14)16—22(24). Данные, полученные нами при изучении гербарных материалов с территории России по этим двум видам, полностью согласуются с указанными отличиями. Следует отметить, что у *S. fertilis* в исследованных образцах коробочка была более слабо перетянутая под устьем в отличие от *S. fauriei*, но возможно, это связано со степенью зрелости.

Ниже приводится описание вида с привлечением данных, основанных на изучении образцов из Псковской обл. и Карелии.

Stereodon fertilis (Sendtn.) Lindb. in Broth., Acta Soc. Sc. Fenn. 19(12): 128. 1892. — *Hypnum fertile* Sendtn., Denkschr. Bayer. Bof. Ges. Regensburg 3: 147. 1841. Рис. 1, 2.

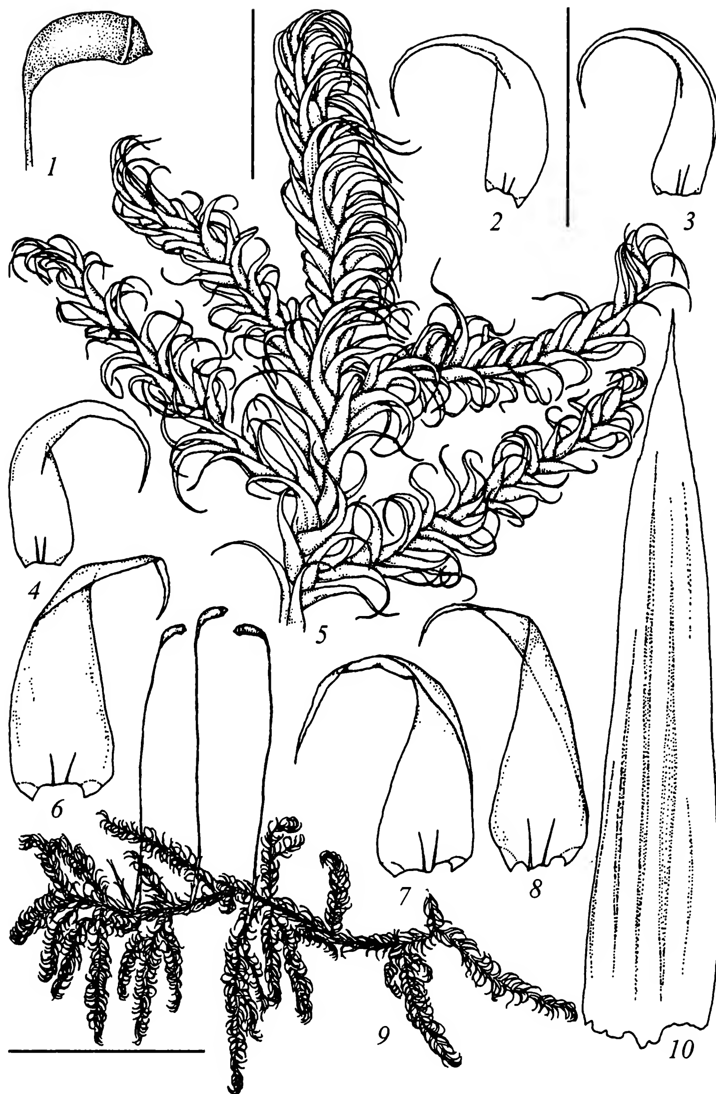


Рис. 1. *Stereodon fertilis* (Sendtn.) Lindb. in Broth. (Республика Карелия, заповедник «Кивач», 27 VII 1982, Максимова (PTZ)).

1 — коробочка, *2—4* — веточные листья, *5* — верхушка побега, *6—8* — стеблевые листья, *9* — растения со спорофитами, *10* — внутренний перихециальный лист. Масштабные линейки: *1*, *5* — 2 мм; *2—4*, *6—8*, *10* — 1 мм; *9* — 1 см.

Растения средних размеров, образуют густые, желто-зеленые до коричневых, блестящие дерновинки. Стебель простертый, до 4 см дл., неравномерно густо перисто разветвленный, более или менее уплощенно и рыхло облиственный; в поперечном сечении коровый слой состоит из 3—4 слоев толстостенных желто-коричневых клеток, сердцевинные клетки более крупные, прозрачные, тонкостенные, центральный пучок слабо дифференцирован, гиалодермис выражен местами. Веточки первого порядка 4—7 мм дл., густо и слегка уплощенно облиственные. Псевдопарафиллии узко треугольно-ланцетные, пильчатые. Стеблевые листья слабо согнутые, 1.8—2.0 × 0.5 мм, овальные до удлиненно-треугольно-ланцетных, в основа-

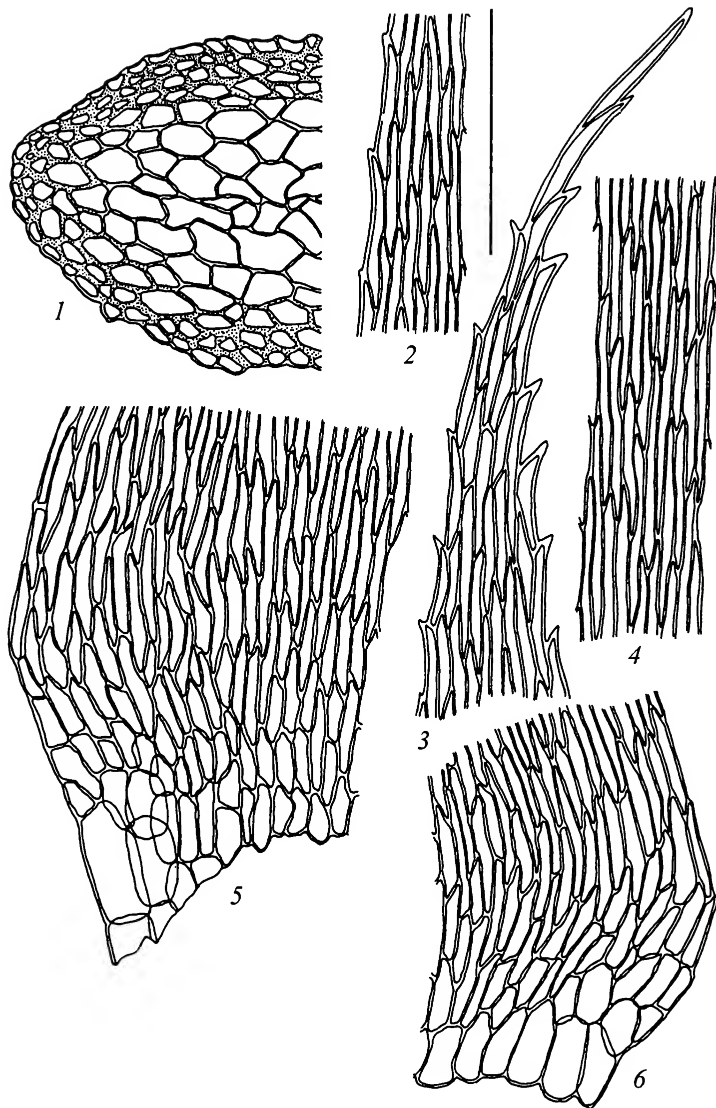


Рис. 2. *Stereodon fertilis* (Sendtn.) Lindb. in Broth. (Республика Карелия, заповедник «Кивач», 27 VII 1982, Максимова (PTZ)).

1 — поперечный срез стебля, *2* — край листа, *3* — верхушка листа, *4* — клеточная сеть в средней части листа, *5—6* — клетки углов основания стеблевого листа. Масштабная линейка — 100 μm.

нии слабо закругленные, постепенно суженные к верхушке, не складчатые; края листа ровные или узко отогнутые от основания до середины (чаще с одной стороны), пильчатые до основания; жилка двойная, обычно ясная и иногда достигает 1/4 длины листа. Клетки середины листа червеобразные, 50—80 × 3—5 μm; клетки ушковой группы немногочисленные, крупные, прозрачные, тонкостенные, иногда выпуклые, с желтовато-коричневым оттенком, надушковые клетки немногочисленные, мелкие, неправильно коротко прямоугольные; между ушковой группой и жилкой в 1—2 ряда располагаются неправильно коротко прямоугольные, толстостенные, иногда золотисто-желто окрашенные клетки. Веточные листья более мел-

кие, 1.0—1.5 × 0.2—0.3 мм, удлиненно-ланцетные, сильно серповидно согнутые, несколько несимметричные, с узко отогнутыми и пильчатыми краями.

Однодомный. Внутренние перихециальные листья длинно ланцетные с нитевидной верхушкой, 4—5 × 0.65 мм, сильно складчатые, более-менее пильчатые наверху, не окрашенные в основании, некоторые листья с довольно сильной жилкой, доходящей иногда до самого кончика. Ножка спорофита красновато-коричневая, до 2 мм дл., в сухом состоянии закрученная влево вверху и вправо внизу (очень слабо). Коробочка красновато-коричневая, до темно-коричневой, горизонтальная, удлиненно-цилиндрическая, слегка дуговидно согнутая, до 2.0 мм дл. и 0.75 мм шир. Крышечка коническая, с коротким клювиком. Клетки экзотеция толстостенные, коротко прямоугольные до квадратных, 35—20 × 20—25 μm. Колечко 2-рядное, отпадает фрагментарно. Перистом полно развитый; зубцы экзостома в основании желтовато-коричневые, поперечно исчерченные, вверху гиалиновые, папиллозные; сегменты эндостома со щелевидными отверстиями; реснички узловатые, папиллозные, в числе 2. Споры 12—15 μm.

Экология. Растет в еловых лесах на пнях, гнилой древесине и на опаде.

Изученные образцы: Россия. Европейская часть. Республика Карелия: заповедник «Кивач» (62°18′ N, 33°55′ E), кв. 33, 27 VII 1982, Кукса и 29 VII 2003, со спорофитами, Максимов, Максимова (LE, PTZ). Псковская обл., окрестности ст. Дно (57°51′ N, 29°57′ E), 14 IX 1939, со спорофитами, Абрамов (LE). Кавказ. Кабардино-Балкария, между поселками Кара-Су и Бабугентом (43°18′ N, 43°26′ E), 3 VIII 2004, Игнатов, Игнатова, Харзинов (KBNG, MHA).

Таким образом, на территории России в настоящее время известны три достоверных местонахождения *S. fertilis*: в Карелии, в Псковской обл. и в Кабардино-Балкарии (рис. 3). Обнаружение вида в Карелии на территории заповедника «Кивач» является довольно неожиданным, это пока единственное местонахождение в Фенноскандии и самое северное. Вероятно, вид сохранился здесь со времен климатического оптимума голоцена, когда в Заонежье произрастали хвойно-широколиственные леса (Елина и др., 2000). В настоящее время на территории заповедника встречаются небольшие участки обедненных южно-таежных лесов (Юрковская, 1993) и старовозрастные ельники-кисличники с обилием гнилой древесины.

Общее распространение. В списке мхов территории бывшего СССР (Ignatov, Afonina, 1992) *S. fertilis* в европейской части, кроме Ленинградской и Псковской областей и Южного Урала, указывается для Прибалтики, Белорус-

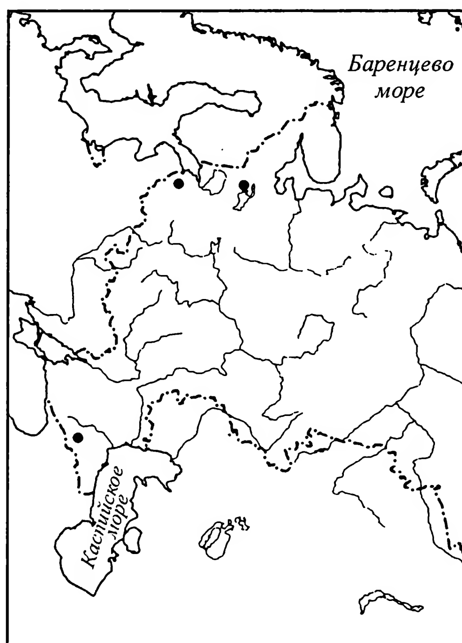


Рис. 3. Распространение *Stereodon fertilis* (Sendtn.) Lindb. in Broth. в России.

сии, Украины и Кавказа. В гербарии (LE) имеется два подтвержденных образца *S. fertilis* из эксикат Гиргензона (G. K. Girgensohn) из Прибалтики, также есть два подтвержденных образца с Кавказа: один, собранный А. Долухановым 17 VII 1957 г. в местечке западнее Бакуриани в ущелье Черной речки; другой, собранный А. С. Лазаренко 24 IX 1937 в Азербайджане, в Кубинском р-не у с. Тюли-Керан. Гербарных материалов с территории Украины и Белоруссии в нашем распоряжении не было, таким образом, для этих территорий вид известен согласно литературным данным (Бачурина, Мельничук, 2003; Лазаренко, 1951). Согласно R. Duell (1985), *S. fertilis* распространен в Западной и Центральной Европе, но не отмечен в Исландии, Скандинавии, Ирландии, Великобритании, на Пиренейском п-ове и в Турции.

Благодарности

Работа выполнена при поддержке программы фундаментальных исследований президиума Российской академии наук «Научные основы сохранения биоразнообразия России» и гранта Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 05-04-48705).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абрамова А. Л., Абрамов И. И. Мхи южной тайги (окрестности ст. Дно Псковской области) // Новости систематики низших растений. Л., 1977. Т. 14. С. 200—212.

Акатова Т. В. Листостебельные мхи Кавказского заповедника // Arctoa. 2002. Т. 11. С. 179—204.

Бардунов Л. В., Черданцева В. Я. Листостебельные мхи Южного Приморья. Новосибирск, 1982. 206 с.

Бачурина Г. Ф., Мельничук В. М. Флора мохів України. Київ, 2003. 256 с.

Вьюнова Г. В. Новые и интересные виды мхов для Ленинградской области. II // Новости систематики низших растений. Л., 1975. Т. 12. С. 293—297.

Дьяченко А. П. Флора листостебельных мхов Урала. Ч. 2. Екатеринбург, 1997. 384 с.

Елина Г. А., Лукашев А. Д., Юрковская Т. К. Позднеледниковье и голоцен восточной Фенноскандии (палеорастительность и палеогеография). Петрозаводск, 2000. 242 с.

Игнатов М. С., Игнатова Е. А. Флора средней части Европейской России. *Fontinalaceae—Amblystegiaceae*. М., 2004. Т. 2. С. 609—944.

Лазаренко А. С. Листяні мохи Радянського Далекого Сходу. IV // Бот. журн. АН УРСР. 1945. Т. 2. № 3—4. С. 185—216.

Лазаренко А. С. Определитель лиственных мхов БССР. Минск, 1951. 399 с.

Навашин С. Материал для бриологической флоры Пермской губернии // Изв. Петровской земледельческой и лесной академии. 1888. Год 11-й. Вып. 1. С. 87—96.

Савич Л. И. Список мхов Южно-Уссурийского края // Тр. Главн. бот. сада. 1923. Т. 39. С. 3—31.

Юрковская Т. К. Растительный покров Карелии // Растительный мир Карелии и проблемы его охраны. Петрозаводск, 1993. С. 8—36.

Ando H., Schofield W. B. Hypnum fauriei, not *H. fertile* (*Hypnaceae*, *Bryopsida*), in eastern North America // Bryobrothera. 1999. Vol. 5. P. 49—54.

Duell R. Distribution of the European and Macronesian Mosses (*Bryophytina*). Pt II // Bryologische Beitr. 1985. Bd 5. P. 110—232.

Ignatov M. S. New records of mosses from the northwestern Altai Mountains // Acta Bryolichenologica Asiatica. 1990. Vol. 2. N 1—2. P. 17—24.

Ignatov M. S. Bryophytes of Altai Mountains. I. Study area and history of its bryological exploration // Arctoa. 1994. Vol. 3. P. 13—27.

Ignatov M. S., Ando H., Ignatova E. A. Bryophyte flora of Altai Mountains. VII. *Hypnaceae* and related pleurocarps with bi- or ecostate leaves // Arctoa. 1996. Vol. 6. P. 21—112.

Ignatov M. S., Afonina O. M. Check-list of mosses of the former USSR // Arctoa. 1996. Vol. 1. P. 1—86.

Kharzinov Z., Portenier N., Ignatova E. et al. Rare species and preliminary list of mosses of the Kabardino-Balkaria (Caucasus) // Arctoa. 2004. Vol. 13. P. 33—40.

SUMMARY

Three localities of *Stereodon fertilis* were revealed in Russia on the base of herbarium collections: in Karelia, Pskov Region, and Kabardino-Balkaria (Caucasus). All previous records from Siberia and Far East belong to *S. fauriei*, and the records from Leningrad and Sverdlovsk Regions are not confirmed by herbarium specimens.

Description, illustration, map of distribution in Russia are presented.

УДК 581.9 (470.315; 470.317) Бот. журн., 2006 г., т. 91, № 2

© Е. А Борисова,[1] М. А Голубева[2]

ДОПОЛНЕНИЯ К ФЛОРЕ ИВАНОВСКОЙ И КОСТРОМСКОЙ ОБЛАСТЕЙ

E. A. BORISSOVA, M. A. GOLUBEVA. ADDITIONS TO THE FLORA OF IVANOVO AND KOSTROMA REGIONS

[1] Ивановский государственный университет, кафедра общей биологии и ботаники
153025 Иваново, ул. Ермака, 39
Факс (0932) 32-66-00
E-mail: flora@ivanovo.ac.ru
[2] Плесский государственный историко-архитектурный и художественный музей-заповедник
155555 Плес, ул. Луначарского, 6
Факс (09339) 4-34-90
E-mail: ples@aport.ru
Поступила 25.02.2005

Приводятся сведения о нахождении 31 вида сосудистых растений, среди которых 14 (*Gymnocarpium robertianum, Actaea erythrocarpa, Gypsophila perfoliata, G. elegans, Chenopodium foliosum, Silene repens, Alchemilla devestiens, Limonium scoparium, Elaeagnus commutata, Brunnera sibirica, Collomia linearis, Phyteuma spicatum, Dipsacus sativus, Coreopsis tinctoria*) впервые приводятся для Ивановской и 8 видов впервые отмечены для Костромской (*Panicum dichotomiflorum, Bromus japonicus, B. squarrosus, Galium intermedium, Euonymus europaeus, Ballota nigra, Salvia virides, Artemisia dubia*) областей.
Ключевые слова: виды сосудистых растений, флористические находки, Ивановская обл., Костромская обл.

В результате флористических исследований в Ивановской и Костромской областях, а также просмотра гербарных материалов получены данные о нахождении новых и редких видов сосудистых растений. Гербарные образцы, подтверждающие находки, переданы в Гербарий Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE), имеющиеся дубликаты хранятся в Гербарии им. П. Ф. Сырейщикова (MW), на кафедре общей биологии и ботаники Ивановского государственного ун-та (ИвГУ) и в фондах Плесского историко-архитектурного и художественного музея-заповедника. Виды, впервые приводимые для Ивановской обл., отмечены звездочкой (*), для Костромской обл. — **. Коллекторами сборов, кроме особо оговоренных случаев, являются авторы статьи.

Аборигенные виды

**Gymnocarpium robertianum* (Hoffm.) Newm. — Ивановская обл., Приволжский р-н, в 2 км вниз по р. Волге от г. Плеса, склон оврага с ручьем, поросший ельником зеленомошно-разнотравным, на правом берегу р. Волги, 8 экз., 13 VIII 1998, М. Голубева; там же, в 2.3 км вниз по р. Волге от г. Плеса, днище ручья в овраге на

склоне правого берега р. Волги, елово-березовый лес, на корнях и стволах кустарников, вместе с зелеными мхами, днище с известковыми туфами, несколько экземпляров, 13 VIII 1998, она же. Голарктический горно-лесной вид (Цвёлев, 2000), приуроченный к выходам известковых пород, в России встречается очень редко по всему ареалу. Из сопредельных областей отмечен в Нижегородской (Маевский, 1964) и Ярославской (Папченков, Лисицына, 1992).

**Actaea erythrocarpa* (Fisch.) Kom. — Ивановская обл., Кинешемский р-н, в 300 м севернее пос. Решма, пологий склон правого коренного берега Волги, хвойно-мелколиственный лес, единичные плодоносящие экземпляры, 30 VII 1998, Е. Борисова, М. Шилов, Ю. Коротков, Р. Киселев. Бореальный, преимущественно сибирский вид, приуроченный к выходам известняка или мергеля, редкий для флоры Европейской России. В Костромской обл. вид известен в ельниках в бывшем Костромском (Бекаревич, 1883) и Буйском (Косинский, 1915) уездах и в бассейне р. Вохмы (Прилепский, Карпухина, 1994).

**Alchemilla divestiens* Juz. — Ивановская обл., Приволжский р-н; в 0.3 км на восток от г. Плеса, берег р. Волги, у выхода ключей, 17 VI 1998, М. Голубева; там же между г. Плесом и дер. Церковное, у тропинки, на склоне правого берега р. Шохонки, сыроватый елово-березовый лес, 14 VI 1992, она же; там же, в 0.3 км северо-западнее дер. Церковное, между краем леса и полем, у тропинки, 14 VI 1992, М. Голубева; там же, юго-восточная окраина дер. Прудское, у дороги на пос. Утес, луг на пологом левом берегу р. Шохонки, 9 VI 1992, М. Голубева, Д. Ойнас; там же, пос. Утес, суходольный луг на правом берегу р. Волги, 2 VI 1992, М. Голубева, Д. Логинов; Вичугский р-н, пос. Каменка, сырой склон р. Сунжи, 9 VII 1992, М. Голубева, Т. Захарова; Ивановский р-н, в 1.5 км восточнее с. Сидоровское, склон канавы с ключевым родником, 6 VI 1998, М. Голубева; там же, вдоль заборов коллективных садов 6 VI 1998, она же. Эндемичный вид восточных районов Средней России (Маевский, 1964). Определение подтверждено и сверено с эксикатом С. В. Юзепчука, К. П. Глазуновой.

***Galium intermedium* Schult. — Костромская обл., Красносельский р-н, в 3 км юго-восточнее дер. Кузьмино, обочина дороги в сосняке, 17 VI 1993 , М. Голубева, О. Чижов. Европейский южно-лесной вид (Цвелёв, 2000). Из сопредельных областей отмечен только для Владимирской (Определитель..., 1995).

Адвентивные виды

Panicum barbipulvinatum Nash. (*P. capillare* L. subsp. *barbipulvinatum* (Nash.) Tzvel.). — Ивановская обл., Родниковский р-н, станция Каминский, ж.-д. насыпь, на песке, 9 VIII 1998, Е. Борисова; там же, станция Иваново, на ж.-д. полотне, 27 IX 2000, Е. Борисова; окр. г. Иванова, станция Сортировочная, место промывки вагонов, группа растений, 16 VIII 2003, Е. Борисова. Ранее был обмечен в г. Кинешме (Борисова, 1993а). Североамериканский сорный вид, редко заносимый по железным дорогам.

***P. dichotomiflorum* Michx. — Г. Кострома, на ж.-д. полотне между шпалами, группа особей, 27 IX 2004. Сорняк североамериканского происхождения, в г. Иванове был отмечен в 1992 г. (Борисова, 1993б).

***Bromus japonicus* Thunb. — Г. Кострома, вдоль ж.-д. путей, группы особей, 27 IX 2004; станция Судиславль, пологие склоны ж.-д. насыпей, в массе. 1 X 2004, Е. Борисова. Преимущественно степной вид, часто заносимый по ж. д., известен из многих областей Центральной России.

***B. squarrosus* L. — Г. Кострома, у ж.-д. вокзала, между шпалами, группа особей, 27 IX 2004. Вид степей, сухих лугов и травянистых склонов, часто встречается как сорняк в южных и юго-восточных областях Средней России, севернее заносится и распространяется по ж.-д. В Ивановской обл. известен с конца 1980-х годов (Шилов и др., 1990).

Chenopodium aristatum L. — Ивановская обл., г. Шуя, территория мукомольного комбината, один небольшой плодоносящий экземпляр, 19 IX 2004, Е. Борисова, И. Коновалова. Второе местонахождение вида в Ивановской обл., ранее был отмечен в г. Иванове (Борисова, 2004). Редкий вид, вероятно, заносится с зерном.

**Gypsophila perfoliata* L. — Окр. г. Иванова, станция Текстильный, между ж.-д. путями, несколько крупных ветвистых, обильно цветущих экземпляров, 24 IX 2004, Е. Борисова. Солончаковый вид южных степей и полупустынь, спорадически заносимый по железным дорогам. Известен из Тверской (Нотов, 1999), Ярославской (Тремасова, 2003) и Владимирской (Серегин, 2003) областей.

**Silene repens* Patr. — Ивановская обл., г. Кинешма, склон ж.-д. насыпи, в массе, 20 VIII 2004, Е. Борисова. Вид остепненных лугов и травянистых склонов черноземных областей, севернее редко заносится, в сопредельных областях пока не отмечен.

Camelina sylvestris Wallr. — Окр. г. Иванова, станция Текстильный, вдоль ж.-д. пути, группа особей, 22 VI 2000, Е. Борисова. Ранее отмечался на станции Горино, Ивановского р-на (Борисова, 1996). Преимущественно рудеральный вид Средней Азии, Кавказа, южных областей России, редко заносится по железным дорогам.

**Limonium scoparium* (Pall. ex Willd.) Stank. — Окр. г. Иваново, станция Текстильный, между шпалами, крупный цветущий экземпляр, 24 IX 2004, Е. Борисова. Вид легких песчаных почв, редко заносится по железным дорогам. Ближайшее местонахождение — Московская обл. (Евдина, Сухоруков, 1998).

**Collomia linearis* Nutt. — Ивановская обл., г. Фурманов, ж.-д. полотно, 12 VII 1991, Т. Колесова; там же, г. Тейково, у комбикормового завода, вдоль ж.-д. пути, на крупном гравии, группа цветущих особей, 26 VI 2004, Е. Борисова, А. Плешакова; там же, между станциями Текстильный и Пелгусово (Ивановский р-н), у переезда, между шпалами и на склонах ж.-д. насыпей, 3 VII 2004, Е. Борисова. Североамериканский заносный вид, недавно отмечен в Ярославской обл. (Тремасова, 2003).

Nonea pulla (L.) DC. s.l. — Ивановская обл., Родниковский р-н, между станциями Скорынинская и Горкино, на ж.-д. полотне, 7 VII 1989, М. Шилов, М. Коршунов; там же, Приволжский р-н, между деревнями Васькин Поток и Пречистое, крутой открытый склон правого берега р. Шачи, на обнаженной почве, 3 VIII 1993, М. Голубева, Т. Захарова; окр. г. Иванова, станция Текстильный, склон ж.-д. насы-

пи, на песке, 3 VII 2004, Е. Борисова. Степной вид, в нечерноземных областях редко встречается как сорняк (Маевский, 1964).

Dracocephalum nutans L. — Ивановская обл., г. Тейково, между ж.-д. путями, группа цветущих особей, 26 VI 2004, Е. Борисова, А. Плешакова. Второе местонахождение вида в области, ранее был отмечен в окр. г. Иванова, на станции Сортировочная (Борисова, 1999).

***Ballota nigra* L. — Г. Кострома, у разгрузочных платформ, на ж.-д. полотне, несколько крупных цветущих экземпляров, 27 IX 2004. Как редкое заносное растение отмечено в Ивановской (Борисова, 1996) и Тверской (Нотов, Шубинская, 2000) областях.

***Salvia verticillata* L. — Г. Кострома, между ж.-д. путями, группа особей, 24 IX 1998. Степной вид спорадически заносимый по ж. д. до северных районов России. В Ивановской обл. известен из городов Иваново, Кинешма, Тейково, в Приволжском р-не (у дер. Филисово).

Phalacroloma septentrionale (Fern. ex Wieg.) Tzvel. — Г. Иваново, сквер на пл. Пушкина, край сбитого газона, несколько крупных цветущих особей, 15 VII 2004, Е. Борисова. Североамериканский сорный вид, ранее находился в Фурмановском р-не Ивановской обл. и Костромском р-не Костромской обл. (Голубева, Сорокин, 2003).

***Artemisia dubia* Wall. (*A. umbrosa* (Bess.) Pamp.). — Г. Кострома, вдоль ж.-д. путей, небольшая группа особей, 27 IX 2004. Восточноазиатский вид, активно распространяется и удерживается на железнодорожных местообитаниях в областях Центральной России.

Carduus acanthoides L. — Г. Кострома, вершина склона ж.-д. насыпи, несколько экземпляров в конце плодоношения, 26 IX 2004. Впервые был отмечен в окр. Костромы в 1961 г. (Белозеров, 1966). Рудеральное растение черноземных областей, активно распространяется по железным дорогам на север. В Ивановской обл. вид известен на ж. д. в городах Иваново, Кинешма, Шуя, Тейково.

Культивируемые виды, впервые найденные как дичающие

**Chenopodium foliosum* Aschers. — Ивановская обл., Приволжский р-н, с. Спасское, пустырь у домов, 22 VI 2004, Е. Борисова, Ю. Чельцова.

**Gypsophila elegans* Bieb. — Окр. г. Иванова, пос. Митрофаново, сорное место у грунтовой дороги вдоль сосновой посадки, несколько цветущих особей, 5 VIII 2003, Е. Борисова.

**Elaeagnus commutata* Bernh. ex Rydb. (*E. argentea*. Pursh). — Ивановский р-н, ст. Горино, ж.-д. путь, между шпалами, группа цветущих особей, 23 V 2004, Е. Борисова.

***Euonymus europaeus* L. — Г. Кострома, вдоль ж.-д. пути, 10 X 2004, Е. Борисова.

**Brunnera sibirica* Stev. — Ивановскя обл., г. Плес, замусоренный склон левого берега р. Шохонки, у бани, 2 V 2004, Ю. Чельцова.

***Salvia viridis* L. — Г. Кострома, пустырь у хлебокомбината, группа цветущих растений, 11 X 2004, Е. Борисова.

**Phyteuma spicatum* L. — Ивановская обл., Южный р-н, в 2 км южнее с. Преображенское, старый заброшенный усадебный парк, под кронами деревьев, в массе, 20 IX 2003, Е. Борисова, Л. Рогачева. Западно-европейский вид, выращиваемый в парках в XVIII—XIX вв.

**Dipsacus sativus* Honck. — Ивановский р-н., окр. дер. Беркино, территория Ивановской свалки бытовых отходов, группы особей, 15 X 2004, Е. Борисова, А. Анисимова.

***Silynum marianum* (L.) Gaertn. — Г. Кострома, пустырь вдоль Московского шоссе, у хлебозавода, группы цветущих особей и единичные розеточные экземпляры, 9 X 2004, Е. Борисова; окр. г. Костромы, свалка бытовых отходов, 10 X 2004, Е. Борисова. Средиземноморско-ирано-туранский рудеральный вид, в последние годы выращивается населением как лекарственное растение, успевает продуцировать зрелые семена, дает самосев.

**Coreopsis tinctroia* Nutt. — Г. Иваново, территория мукомольного комбината, пустырь у складов, 30 IX 2004, Е. Борисова, А. Анисимова.

Благодарности

Авторы выражают глубокую благодарность К. П. Глазуновой, А. Г. Девятову, Г. Ю. Конечной, С. Р. Майорову, А. П. Сухорукову за просмотр гербарного материала и помощь в определении растений.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бекаревич. Н. Материал к флоре Костромской губернии // Тр. Об-ва естествоисп. при Казан. ун-те. 1883. Т. 12. Вып. 3. С. 3—62.

Белозеров П. И. Новые виды растений для флоры Костромской области // Бот. журн. 1966. Т. 51. № 6. С. 875—876.

Борисова Е. А. О новых заносных видах растений Ивановской области // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1993а. Т. 98. Вып. 1. С. 130—134.

Борисова Е. А. Дополнения к адвентивной флоре Ивановской области // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1993б. Т. 98. Вып. 6. С. 114—117.

Борисова Е. А. Находки новых и редких заносных видов растений в Ивановской области // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1996. Т. 101. Вып. 6. С. 78—83.

Борисова Е. А. Новые данные к адвентивной флоре Ивановской области // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1999. Т. 104. Вып. 2. С. 51—52.

Борисова Е. А. Новые и редкие адвентивные растения во флоре Ивановской области // Бот. журн. 2004. Т. 89. № 12. С. 1902—1904.

Голубева М. А., Сорокин А. И. О новых адвентивных видах флоры Ивановской и Костромской областей // Проблемы изучения адвентивной и синантропной флоры в регионах СНГ: Матер. науч. конф. / Под ред. В. С. Новикова, А. В. Щербакова. М.; Тула, 2003. С. 36—37.

Евдина Т. В., Сухоруков А. П. О некоторых новых адвентивных видах Средней России // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1998. Т. 103. Вып. 6. С. 60.

Косинский К. К. Список сосудистых споровых и цветковых растений Костромской губернии. (Продолжение) // Изв. Бот. сада Петра Великого. Пг., 1915. Т. 15. Вып. 5—6. С. 565—619.

Маевский П. Ф. Флора средней полосы европейской части СССР. Изд. 9-е. Л., 1964. 879 с.

Нотов А. А., Шубинская Н. В. О некоторых новых и редких для Тверской области адвентивных видах растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2000. Т. 105. Вып. 6. С. 61.

Определитель сосудистых растений центра Европейской России / Под ред. И. А. Губанова, К. В. Киселевой, В. С. Новикова, В. Н. Тихомирова. Изд. 2-е, дополн. и перераб. М., 1995. 560 с.

Папченков В. Г., Лисицына Л. И. О флористических находках в Верхнем Поволжье // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 6. С. 94—98.

Прилепский Н. Г., Карпухина Е. А. Флора северо-востока Костромской области (бассейн р. Вохмы) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1994. Т. 99. Вып. 5. С. 77—95.

Сергин А. П. Некоторые новые и редкие виды флоры Владимирской области // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2003. Т. 108. Вып. 6. С. 61—53.

Тремасова Н. А. О новых адвентивных видах растений в городах Ярославской области // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2003. Т. 108. Вып. 3. С. 85—87.

Цвелёв Н. Н. Определитель сосудистых растений Северо-Западной России (Ленинградская, Псковская и Новгородская области). СПб., 2000. 781 с.

Шилов М. П., Силаева Т. Б., Борисова Е. А. Новые и редкие для флоры Ивановского Поволжья растения // Пробл. изуч. Плеса: Матер. III научн. конф. Плес, 1990. С. 90—92.

SUMMARY

The paper contains information on new records of native, alien (adventive) and escaped from cultivation plant species, 14 among them (*Gymnocarpium robertianum* (Hoffm.) Newm., *Actaea erythrocarpa* (Fisch.) Kom., *Chenopodium foliosum Aschers.*, *Gypsophila perfoliata* L., *G. elegans* Bieb., *Silene repens* Part., *Alchemilla devestiens* Juz., *Limonium scoparium* (Pall. ex Willd.) Stank., *Elaeagnus commutata* Bernh. ex Rydb., *Brunnera sibirica* Stev., *Collomia linearis* Nutt., *Phyteuma spicatum* L., *Dipsacus sativus* Honck., *Coreopsis tinctoria* Nutt.) being new to the flora of Ivanovo Region; 8 species (*Panicum dichotomiflorum* Michx., *Bromus japonicus* Thunb., *B. squarrosus* L., *Euonymus europaea* L., *Galium intermedium* Schult., *Ballota nigra* L., *Salvia viridis* L., *Artemisia dubia* Wall.) are found in Kostroma Region for the first time.

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

УДК 92 (47 + 57) : 88

© И. Р. Науялис, И. Рукшенене, Ю. Тупчяускайте, Э. Мяшкаускайте

МАРИЯ НАТКЕВИЧАЙТЕ-ИВАНАУСКЕНЕ (1905—1996) (К 100-ЛЕТИЮ СО ДНЯ РОЖДЕНИЯ)

J. R. NAUJALIS, J. RUKŠĖNIENĖ, J. TUPČIAUSKAITĖ, E. MEŠKAUSKAITĖ.
MARIJA NATKEVIČAITĖ-IVANAUSKIENĖ (1905—1996)
(TO THE CENTENARY OF HER BIRTHDAY)

Кафедра ботаники и генетики Вильнюсского университета
ул. М. К. Чюрленио, 21, Вильнюс, Литва LT-03101
Факс +37052398204
E-mail: jonas.naujalis@gf.vu.lt
Поступила 07.07.2005

Мария Наткевичайте-Иванаускене — одна из самых известных литовских ботаников второй половины XX в., родилась 14 июня 1905 г. в семье учителя П. Наткевичуса в небольшом городке Вейверяй, который находится в юго-западной Литве. Во время Первой мировой войны семья П. Наткевичуса в статусе беженцев оказалась в России. М. Наткевичайте-Иванаускене училась в гимназии в г. Острове под Псковом. В Литву семья вернулась в 1918 г. В 1922 г. М. Н.-И. окончила гимназию в Мариямполе и в следующем году поступила на Биологический отдел математико-естественнонаучного факультета, открытого в 1922 г. Литовского университета в городе Каунасе. Интересно отметить, что студенткой М. Н.-И. в университете занималась по учебному циклу «Зоология». Университет был успешно окончен в 1928 г. Ее дипломная работа была посвящена анализу групп крови жителей Литвы. Дипломную работу оценили очень высоко, и по рекомендации известного физиолога проф. В. Лашаса она была напечатана в научно-популярном журнале «Kosmos». Этот первый творческий успех побудил М. Наткевичайте-Иванаускене вскоре вернуться в университет и серьезно заняться научной деятельностью. Еще будучи студенткой М. Наткевичайте-Иванаускене с 1926 г. начала работать учительницей в разных, в основном в сельских школах. Эту работу она продолжала и после окончания университета.

В 1930 г. учительницу М. Наткевичайте-Иванаускене приглашают в качестве лаборантки на кафедру ботаники Каунасского университета. О творческой активности молодой М. Н.-И. можно судить в первую очередь по ее публикациям (Motiekaitytė, Rukšėnienė, 1995) в разных научно-популярных журналах и изданиях того времени. В начале научной деятельности М. Н.-И. интересовали разные проблемы биологии: 1) дидактика ботаники; 2) развитие природоохранных идей и движений; 3) редкие, в первую очередь реликтовые (*Cladium mariscus* (L.) Pohl, *Taxus baccata* L., *Hedera helix* L.) растения; 4) история ботаники, в особенности биографии и труды известных ученых (W. Besser, A. Engler, J. E. Gilibert, C. R. Kupffer и др.); 5) эволюция органического мира, в особенности проблемы происхождения сосудистых растений и теория дарвинизма.



М. Н.-И. в 1935 г. получила должность ассистента на той же кафедре ботаники, которой руководил профессор К. Регель. Он предложил М. Н.-И. заняться генетико-систематическим изучением представителей двух родов *Verbascum* L. и *Celsia* L. Основная цель работы была путем изучения межвидовой гибридизации выяснить вопросы разграничения видов *Verbascum*, а также попытаться выяснить некоторые проблемы их родства и происхождения. Конкретные опыты по межвидовой и межродовой гибридизации в родах *Verbascum* и *Celsia* М. Н.-И. проводила в 1936—1940 гг. в Ботаническом саду университета. Полученные экспериментальным путем данные впервые подтвердили, что новые таксоны в роде *Verbascum* могут возникать путем межвидовой гибридизации (Natkevičaitė, 1939). Данные о плодовитости искусственно полученных гибридов рода *Verbascum* подтвердили гипотезу, что степень плодовитости полученных растений является лучшим критерием для выяснения значения материнских видов в происхождении гибридных форм. Дело приближалось к подготовке диссертации. С 1940 г. М. Н.-И. начала работать на кафедре систематики растений Вильнюсского университета старшим преподавателем и в 1942 г. защитила диссертацию на тему «Генетико-систематические исследования в родах *Verbascum* и *Celsia*» (Natkevičaitė, 1942) и получила научную степень доктора философии.

Новым объектом исследований М. Наткевичайте-Иванаускене стали адвентивные растения. В течение 1946—1947 гг. она собрала гербарий адвентивных растений в основном в окрестностях Вильнюса, Каунаса и Мариямполе, проверила гербарий Вильнюсского университета и на этой основе в 1948 г. защитила вторую диссертацию «Адвентивная флора Литовской ССР», за которую ей была присвоена научная степень кандидата биологических наук. Эта работа была позже опубликована (Natkevičaitė, 1951). В ней приведены данные о 135 видах адвентивных растений, 16 из которых оказались новыми для Литвы. Адвентивные виды были рас-

пределены в генетические группы в зависимости от центров их происхождения. С течением времени стало ясно, что прогноз М. Н.-И. о возможном широком распространении *Impatiens parviflora* DC. и некоторых других видов полностью себя оправдал. В настоящее время в Литве имеются данные о более чем 400 адвентивных видах сосудистых растений (Gudžinskas, 1997).

С середины 1950-х годов основным объектом научной работы М. Н.-И. становятся пойменные луга Литвы (Natkevičaitė-Ivanauskienė, 1955, 1957; Наткевичайте-Иванаускене, 1962).

В 1967 г. М. Н.-И. защитила докторскую диссертацию, представив доклад «Генетико-систематические (роды *Verbascum* и *Celsia*)», флористико-систематические (злаки Литвы) и геоботанические исследования» на соискание ученой степени доктора биологических наук.

М. Наткевичайте-Иванаускене была не только прекрасным геоботаником, но и замечательным знатоком флоры сосудистых растений Литвы. Она была редактором первых пяти (1959—1976 гг.) томов «Флоры Литовской ССР», а шестой том (1980 г.) она редактировала совместно с А. Лекавичюсом и Р. Янкявичене. Многие авторы «Флоры» неоднократно вспоминали, а работающие и в настоящее время утверждают, что только благодаря упорству, требовательности и настойчивости М. Наткевичайте-Иванаускене как редактора этот наиважнейший труд достиг высокого научного уровня. М. Н.-И. не только редактировала «Флору», но является и одним из основных авторов этого труда. Кроме того, особенно большое внимание она уделяла изучению мелких видов злаков Литвы, в частности *Festuca ovina* (Наткевичайте-Иванаускене, 1966). В шестом томе «Флоры» (Natkevičaitė-Ivanauskienė, 1980) представлены данные о двух новых для науки таксонах злаков — *Festuca polesica* Zapal. × *F. psammophila* (Hackel) Fritsh и *Festuca trachyphylla* (Hackel) Krajina var. *pseudorupicola* Natkev. Кроме того, в этом же томе «Флоры» имеются данные о новом для науки таксоне *Silene lithuanica* Zapal. f. *albiflora* Natkev., а во тором томе того же труда — о новом виде *Agrostis sudavica* Natkev.

М. Наткевичайте-Иванаускене неоднократно говорила, что в ботанике она себя лучше всего чувствует как фитогеограф. В начале 1980-х годов М. Наткевичайте-Иванаускене вместе со своей ученицей Ю. Страздайте представила работу о хорологических группах видов растительных сообществ заливных лугов Литвы (Наткевичайте-Иванаускене, Страздайте, 1973). В дальнейшем был создан хорологический спектр всей флоры сосудистых растений (1306 видов) Литвы. Результаты установления хорологических групп видов сосудистых растений М. Наткевичайте-Иванаускене (1977) успешно использовала для дальнейшего анализа флоры Литвы и при ботанико-географическом районировании территории республики.

В 1980-х годах М. Наткевичайте-Иванаускене для изучения флоры Литвы начала использовать статистические методы (Наткевичайте-Иванаускене, Тупчяускайте, 1982; Наткевичайте-Иванаускене, 1985).

В своих фитоценологических исследованиях М. Наткевичайте-Иванаускене основное внимание уделяла проблемам классификации и географического распределения растительных сообществ. При этом все время она старалась при изучении растительности Литвы творчески развивать принципы флористико-фитосоциологической школы Браун-Бланке, например при изучении растительности Куршской косы (Наткевичайте-Иванаускене, Банджюлене, 1983), лесных сообществ грабинников (Natkevičaitė-Ivanauskienė, 1983) и теплолюбивых луговых сообществ речных пойм (Наткевичайте-Иванаускене, 1983).

Результаты своих долголетних таксономических, флористических и геоботанических исследований М. Наткевичайте-Иванаускене постоянно использовала для

ботанико-географического районирования территории Литвы (Natkevičaitė-Ivanauskienė, 1959, 1983; Наткевичайте-Иванаускене, 1969, 1977; Наткевичайте-Иванаускене, Банджюлене, 1975).

М. Наткевичайте-Иванаускене является автором 125 научных трудов. Среди научно-методических работ особое место занимает учебник «Ботаническая география с основами фитоценологии» (Natkevičaitė-Ivanauskienė, 1983) для студентов биологических специальностей университетов.

Особую благодарность М. Наткевичайте-Иванаускене заслуживает за сохранение гербария в Вильнюсском университете. Она всегда повторяла, что гербарий является основной лабораторией для флориста. Многие годы на общественных началах М. Наткевичайте-Иванаускене была куратором Отдела сосудистых растений гербария Вильнюсского университета (WI).

М. Наткевичайте-Иванаускене была связана с Вильнюсским университетом с 1940 г. до выхода на пенсию в 1991 г. Сразу после войны, когда особенно не хватало специалистов, она несколько лет преподавала и в Вильнюсском педагогическом институте (сейчас университет), а также работала на должности научного сотрудника в Институте биологии АН Литвы. В 1954 г. М. Н.-И. было присвоено педагогическое звание доцента, а в 1968 г. — звание профессора. Десять лет (1949—1959 гг.) она была заведующей кафедрой систематики высших растений. Она читала курсы по систематике высших растений, по географии растений, по геоботанике и по флоре Литвы. Всегда очень интересовалась проблемами ботанической терминологии. Каждое лето, даже несмотря на преклонный возраст, со студентами, дипломантами и аспирантами М. Наткевичайте-Иванаускене отправлялась на учебную практику по ботанике сосудистых растений в самые разные регионы Литвы. Без серьезной летней учебной практики она не представляла себе подготовки ботаников. Под ее руководством был подготовлен ряд кандидатских диссертаций. Научные заслуги М. Наткевичайте-Иванаускене дважды (в 1959 и в 1983 гг.) были оценены государственными премиями для ученых.

Жизнь М. Наткевичайте-Иванаускене была посвящена служению семье, науке и университету. Была замужем за известным литовским зоологом, выпускником Петербургского университета 1910-го года, академиком Тадасом Иванаускасом. М. Наткевичайте-Иванаускене всегда очень радовалась своим внукам и правнукам. Писала стихи и хорошую публицистику. Умерла на 91-м году жизни в своей квартире 30 апреля 1996 г. Похоронена в Вильнюсе на вершине высокого холма кладбища Антакальнис.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Наткевичайте-Иванаускене М. Некоторые особенности пойменных лугов реки Меркис // Бот. журн. 1962. Т. 47. № 1. С. 118—121.

Наткевичайте-Иванаускене М. О некоторых малых видах *Festuca ovina* L. emend Hackel в Литве // Бот. журн. 1966. Т. 51. № 5. С. 740—744.

Наткевичайте-Иванаускене М. Флористико-фитоценологическое районирование Литвы // Бот. журн. 1969. Т. 54. № 1. С. 14—20.

Наткевичайте-Иванаускене М. Хорологическая оценка флоры сосудистых растений Литвы в связи с ее ботанико-географическим районированием // Бот. журн. 1977. № 62. С. 929—937.

Наткевичайте-Иванаускене М. Гелиотермные растительные сообщества речных долин южной Литвы // Охрана флоры речных долин в Прибалтийских республиках. Рига, 1983. С. 66—70.

Наткевичайте-Иванаускене М. Количественные соотношения встречаемости и константности групп видов в растительных сообществах // Биол. науки. 1985. Т. 8. № 260. С. 63—68.

Наткевичайте-Иванаускене М., Банджюлене Р. Зональная граница растительности на территории Куршской косы // Научн. тр. высш. учебн. заведений Литовской ССР. Биология. 1975. Т. 14. С. 112—116.

Наткевичайте-Иванаускене М., Банджюлене Р. Географическая дифференциация фитоценозов приморских песков Куршской косы // Научн. тр. высш. учебных заведений Литовской ССР. Биология. 1983. Т. 21. С. 10—15.

Наткевичайте-Иванаускене М., Страздайте Ю. Хорологические группы видов как распознавательный признак единиц растительности (1. Хорологические группы видов луговых сообществ речных пойм Литвы) // Тр. Академии наук Литовской ССР. 1973. Серия С, 3(63), С. 19—28.

Наткевичайте-Иванаускене М., Тупчяускайте Ю. Показатели хорологической структуры флоры и использование их для раскрытия ее динамики // Бот. журн. 1982. Т. 67. № 10. С. 1377—1385.

Gudžinskas Z. Conspectus of alien plant species of Lithuania. 1. *Liliopsida* (including *Poaceae*) // Botanica Lithuanica. 1997. T. 3. N 1. P. 3—23.

Motiekaitytė V., Rukšėnienė J. Brief review of studies publicated by Marija Natkevičaitė-Ivanauskienė // Botanica Lithuanica. 1995. N 1. P. 118—128.

Natkevičaitė M. On the interspecific hybridization in *Verbascum* and *Celsia*. Preliminary report // Vytauto Didžiojo Universiteto Matematikos-Gamtos Fakulteto Darbai (Kaunas). 1939. T. 13. N 2. P. 165—182.

Natkevičaitė M. Genetiškai-sistematiški *Verbascum* ir *Celsia* genčių tyrinėjimai (Генетико-систематические исследования родов *Verbascum* и *Celsia*). Disertacija daktaro laipsniui įgyti Vilniaus universiteto Matematikos-Gamtos fakultete // Vilniaus Universiteto Matematikos-Gamtos fakulteto darbai (Vilnius). 1942. 1((14)2). P. 237—344.

Natkevičaitė M. Lietuvos TSR adventyvinė flora (Адвентивная флора Литовской ССР). LTSR MA Biologijos instituto darbai. 1951. T. 1. P. 77—124.

Natkevičaitė-Ivanauskienė M. Nemuno žemupio lankų flora (Флора заливных лугов низовья реки Нямунас) // Nemuno žemupio užliejamos pievos. Vilnius, 1955a. P. 53—93.

Natkevičaitė-Ivanauskienė M. Nemuno žemupio lankų pagrindinių formacijų geobotaninė apybraiža (Геоботанический очерк основных формаций заливных лугов низовья реки Нямунас) // Nemuno žemupio užliejamos pievos. Vilnius, 1955b. P. 99—190.

Natkevičaitė-Ivanauskienė M. Nevėžio žemupio lankų augalija (Растительность заливных лугов низовья реки Невежис) // Vilniaus valstybinio V. Kapsuko vardo universiteto mokslų darbai. 1957. Ser. 4. P. 18—79.

Natkevičaitė-Ivanauskienė M. Fitogeografiniai Lietuvos lankų savitumai (Фитогеографические особенности пойменных лугов Литвы) // Vilniaus valstybinio V. Kapsuko vardo universiteto mokslo darbai. 1959. N 23. P. 55—61.

Natkevičaitė-Ivanauskienė M. Varpiniai — *Gramineae* Juss. (*Poaceae* Barnhart) // Lietuvos TSR flora. Vilnius, 1980. T. 6. P. 273—285.

Natkevičaitė-Ivanauskienė M. Botaninė geografija ir fitocenologijos pagrindai (Ботаническая география с основами фитоценологии). Vilnius, 1983. 280 p.

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 002.01 : 581.6

© В. В. Туганаев

Р. В. КАМЕЛИН. ВЕЛИКАЯ СЕЛЕКЦИЯ ЗАРИ ЧЕЛОВЕЧЕСТВА (ЭТНОБОТАНИЧЕСКИЕ ЭТЮДЫ). БАРНАУЛ: ИЗД-ВО «АЗ-БУКА», 2005. 128 С.

V. V. TUGANAEV. *R. V. KAMELIN.* THE GREAT SELECTION OF THE MANKIND'S DAWN (ETHNOBOTANICAL SKETCHES). BARNAUL: AZ-BUKA, 2005. 128 P.

Удмуртский университет
г. Ижевск
Поступила 31.08.2005

Обращение к этноботанической теме, и в первую очередь к проблеме происхождения и генезиса культурных растений, а также к связанной с ними истории присваивающей и производящей форм хозяйствования в практике ботанических исследований относится к числу редких явлений. Указанная закономерность связана с тем, что большинство ботаников сформировались как специалисты на чисто природных объектах — естественной флоре и растительности, и в культурных растениях они видят отпечаток воздействия искусственной среды и селекции, и по этой причине «слово» по исторической судьбе возделываемых культур оставляют за сельскохозяйственной наукой или в лучшем случае за прикладной ботаникой (Н. И. Вавилов, П. М. Жуковский, Е. Н. Синская, Е. В. Вульф и др.). Действительно, благодаря человеку возделываемые культуры уже давно утратили непосредственную связь со своими сородичами и способны существовать лишь в искусственной, агротехногенной среде. Но какую бы историю не имели культурные, а также так называемые специализированные (облигатные) сорные растения, они являются частью флоры и без вовлечения их в центр ботанического внимания вряд ли возможно полноценное решение фундаментальных проблем флористики и фитоценологии. При рассмотрении вопросов современного флоро- и филоценогенеза также нельзя не учитывать имеющуюся связь человека с дикорастущими растениями, что является предметом исследования этноботаников. Следует с сожалением отметить, что отечественная научная литература скупа на этноботанические работы.

Но в загадочной и специфической культурной флоре и этноботанике скрыта большая притягательная сила, и поэтому время от времени «сильные мира сего» от классической ботаники обращаются к проблемам указанных научных направлений. Примером тому является академик В. Л. Комаров, сделавший крупное обобщение по происхождению культурных растений и продемонстрировавший при этом глубокие знания объекта и высокий уровень эрудиции. Понадобилось около 70 лет после выхода труда указанного «первого ботаника Страны Советов» (выражение Н. И. Вавилова), чтобы отечественная ботаническая наука обогатилась новым изданием по генезису культурной флоры, проблемам этноботаники, доземледельческой и, отчасти, земледельческой истории человека в связи с его отношени-

ем к растительным ресурсам. Речь идет о книге Р. В. Камелина «Великая селекция зари человечества».

Сюжет книги в кратком изложении следующий: родину предковых форм разумного человека следует связывать с Африкой или с Азией. Для Австралии и Америки человек является аллохтонным видом.

Неолитической революции мог предшествовать продолжительный период «революции широкого спектра» использования природных ресурсов, когда собирательство представляло собой основной тип хозяйствования. Развитие общества ускоряется после появления отдельных крупных центров мировых цивилизаций. Автор выделяет 6 таких цивилизаций: 4 — в Евразии и Африке, 2 — в Америке.

В изучении истории как культурных растений, так и земледелия несомненный вклад вносят ботаника и, добавим от себя, ботанические составляющие в других науках. Ботаники смогли доказать, что культурные растения, вероятнее всего, возникли отбором гибридогенных образований в культуре (В. Л. Комаров). Подробный анализ древних хозяйственно-культурных типов и историко-этноботанический экскурс в прошлое позволили автору не согласиться с установившимся в этнографической науке мнением о том, что доземледельческие племена являются «варварскими», практически ничего не внесшими в историю культивирования растений. Скорее, наоборот. Уже палеолитический человек мог осуществлять искусственный отбор, тем самым облегчив для последующих поколений людей внедрение в культуру тех или иных видов растений. До появления производящих форм хозяйствования население, и прежде всего племена, обитающие в тропических и субтропических лесах, смогли оптимизировать свое отношение к природе в части использования растительных ресурсов. В познании полезных свойств растений человек много мог перенять у диких животных. Это касается, прежде всего, использования съедобных и, отчасти, лекарственных растений.

Краткий, но достаточно содержательный обзор информации по генезису важнейших культурных растений, в том числе тропической и субтропической флоры, привел автора к известному, но почему-то часто забываемому археологами и этнографами выводу о том, что начало истории возделывания культурных растений уходит в более глубокую древность, чем известные земледельческие и культурно-хозяйственные цивилизации. Мало того, к началу широкого распространения земледелия большинство растений уже прошло подготовительный этап вхождения в культуру. Это произошло потому, что еще в доземледельческое время естественные ресурсы кандидатов на вхождение в культуру видов активно использовались, и они благодаря вниманию к ним со стороны человека прошли продолжительный путь отбора. Вот почему историческое земледелие с самого своего начала как бы начинается с возделывания уже вполне «готовых» окультуренных растений. Но среди возделываемых культур имеются и такие, которые взяты непосредственно из природной среды. Такие растения в условиях ухода в течение относительно короткого времени довольно скоро преображаются и подвергаются действию искусственного отбора. Таким образом, рано или поздно и на них распространяется сложный жесткий режим направленной селекции. Условия культивирования могут вызвать неожиданные реакции со стороны растений, в том числе гетерогенезис, впервые описанный С. И. Коржинским. Р. В. Камелин указывает, что явление «ступенчатой акклиматизации» мало еще понято ботаниками, а оно могло влиять на процессы окультуривания и развития возделываемых растений.

Следует отметить, что культивируемые растения во многих отношениях находятся во власти стихии и непредсказуемости — многие из них развиваются в смеси

с другими культурами и сорными растениями и с некоторыми из них могут гибридизировать.

Возделывание культур — лишь одно из явлений системы «человек—растение». К другим элементам указанной системы следует отнести использование дикорастущих полезных растений. При характеристике особенностей освоения богатств растительного мира на примере северо-восточной Евразии Р. В. Камелин обращается к земледельческой и этнической истории народов, к анализу этимологии названий растений, с ботанической точки зрения анализирует факты из священных книг индуистов и зороастрийцев.

Подводя итоги краткого описания содержания рецензируемой монографии, можно сказать, что ее автор осуществил две важнейшие задачи: первое — отдал дань своему интересу к растениям, появившемуся еще в школьные годы, и второе — выполнил свою задачу с масштабным применением разных методов и продемонстрировал необычайную широту знаний.

На наш взгляд, наибольшую ценность в монографии имеет обращение автора к проблеме предыстории земледелия. До настоящего времени ни в одной этнографической или ботанической литературе не была дана столь полная картина отношений человека с полезными растениями, как это сделано в монографии Р. В. Камелина.

В книге мне, как читателю, хотелось бы познакомиться и с альтернативными концепциями по фундаментальным вопросам. Например, не всеми разделяется точка зрения об африканском или азиатском происхождении человека разумного. Имеется мнение об индейцах как об аутохтонном населении Америки. Как отнестись к точке зрения о том, что гибридизация не есть точно установленный механизм видообразования, по крайней мере в природе. Ведь гибриды можно рассматривать всего лишь как генетические симбионты гомотипных организмов. Искусственно, биотехнологически можно получить даже межвидовые гибриды, но это, скорее, неустойчивые во времени химеры и не более.

В книге много внимания уделено проблеме языка, но отсутствует информация о его истоках. В настоящее время язык все чаще рассматривается как природная данность, присущая разумному человеку как виду. Есть базовые слова (около 90—100 слов), запрограммированные в нейронах, синтаксическая логика связи, механизмы восприятия и произношения слов — все это в совокупности имеется у человека с момента рождения, и это и есть стартовое начало для последующего развития речи и мышления. Схожую модель можно распространить и на видообразование, и обнаружится, что человек как вид имеет практически космополитное происхождение; расы, в свою очередь, изначально связаны с крупными и в природном отношении самобытными территориями или регионами.

Мы согласны с автором в том, что ботанические образцы в археологических и палеоботанических материалах часто идентифицируются неквалифицированно. Но это связано не только с трудностью диагностики, но и с плохой сохранностью образцов и отсутствием подходящих справочников и методических пособий, поэтому среди археологов и этноботаников принято использовать коллекции плодов и семян, образцы анатомических срезов и отдельных морфологических частей, и тем не менее даже в этом случае могут быть неточности. В связи с указанным думается, что замечание о необходимости точной идентификации растений, сделанное известным ученым, послужит стимулом по подготовке соответствующих методических разработок по диагностике растений. В конце остается добавить, что Р. В. Камелин своей книгой еще раз показал, что решение многих проблем истории человечества и отношения «человек—природа» во многом зависит и от ботаников.

УДК 019.941 : 002.01 : 58

Бот. журн., 2006 г., т. 91, № 2

© Д. Д. Соколов

SPECIES 2000 AND ITIS CATALOGUE OF LIFE: 2005 ANNUAL CHECKLIST [ELECTRONIC RESOURCE] / EDS F. A. BISBY, M. A. RUGGIERO, K. L. WILSON, M. CACHUELA-PALACIO, S. W. KIMANI, Y. R. ROSKOV, A. SOULIER-PERKINS, J. VAN HERTUM. READING, U. K.: SPECIES 2000. CD-ROM

D. D. SOKOLOFF. SPECIES 2000 AND ITIS CATALOGUE OF LIFE: 2005 ANNUAL CHECKLIST [ELECTRONIC RESOURCE] / EDS F. A. BISBY, M. A. RUGGIERO, K. L. WILSON, M. CACHUELA-PALACIO, S. W. KIMANI, Y. R. ROSKOV, A. SOULIER-PERKINS, J. VAN HERTUM. READING, U. K.: SPECIES 2000. CD-ROM

Московский университет им. М. В. Ломоносова
119992 Москва, Воробьевы горы
E-mail: sokoloff-V@yandex.ru
Поступила 30.08.2005

Рецензируемый компакт-диск представляет собой результат многолетней работы большого коллектива исследователей из разных стран, объединенного в рамках проекта «Species-2000». Цель этого проекта — создание современной базы данных, включающей информацию обо всех видах живых организмов на Земле. Таксономический охват компакт-диска впечатляет. Он представляет собой несколько баз данных, объединенных в единую поисковую систему. Вот перечень этих баз данных:

1) The Integrated Taxonomic Information System (ITIS) — 139 700 видов из различных царств, в том числе и животных — различные кишечнополостные, моллюски, членистоногие, амфибии, рептилии, птицы, млекопитающие (в базу данных вошли преимущественно растения и животные из Северной Америки, но некоторые группы обработаны для всего Нового Света или глобально);

2) ICTVdB — The Universal Virus Database — 2855 видов вирусов;

3) Bacteriology Insight Orienting System (BIOS) — 6560 видов бактерий (включая цианобактерии) и архей;

4) CABI Species Fungorum — более 24 000 видов грибов;

5) AlgaeBase — 30 500 видов водорослей, цианобактерий и морских однодольных растений (*Cymodoceaeceae*, *Hydrocharitaceae*, *Posidoniaceae*, *Zosteraceae*);

6) Moss TROPICOS: World Checklist of Mosses — 12 500 видов мхов (отмечено, что база данных включает все известные виды мхов);

7) IOPI Global Plant Checklist — 2220 видов саговников, ситниковых (*Juncaceae*) и двудольных покрытосеменных из семейств *Casuarinaceae*, *Irvingiaceae*, *Magnoliaceae* и *Myrtaceae* (только эвкалипты);

8) ILDIS World Database of Legumes — 18 090 видов растений из семейства *Leguminosae*;

9) UNESCO-IOC Register of Marine Organisms — 7540 видов из различных групп морских беспозвоночных.

10) Hexacorallians of the World — 738 видов шестилучевых кораллов;

11) CephBase — 760 видов головоногих моллюсков;

12) Australian Faunal Directory — Pulmonata — 940 видов легочных моллюсков;

13) World Biodiversity Database — все 86 видов ракообразных из порядка Euphausiacea, обитающие в Мировом океане;

14) World Spider Catalog — 37 900 видов пауков;

15) BioSystematic Database of World Diptera (BDWD) — 131 100 видов двукрылых насекомых;

16) Catalogue of Craneflies of the World — 14 580 видов одной из групп двукрылых насекомых (Tipuloidea);

17) CIPA: Computer Aided Identification of Phlebotomine Sandflies of the Americas — 398 видов одной из групп двукрылых насекомых (Phlebotominae) из тропической Америки;

18) Global Taxonomic Database of Tineidae (Lepidoptera) — 2340 видов молей;

19) Orthoptera Species File Online (OSF) — 22 690 видов прямокрылых насекомых;

20) ScaleNet: Systematic Database of the Scale Insects of the World — 7080 видов одной из групп полужесткокрылых насекомых (Coccoidea — червецы);

21) TITAN — 14 660 видов насекомых, относящихся к Cerambycidae s. l. (основное внимание уделено американским видам);

22) World Database of Fleas (Parhost) — 1970 видов насекомых из группы Siphonaptera;

23) World Scarabeidae Database — 16 760 видов жуков Scarabaeidae;

24) FishBase — 28 300 видов рыб.

База данных, опубликованная на компакт-диске, доступна также и в Интернете (www.sp2000.org/AnnualChecklist.html). Большинство из перечисленных выше баз данных — компонентов сводной базы — имеют и свои собственные сайты, на которых может быть размещена более полная информация.

По мнению авторов компакт-диска, их проектом охвачено сейчас около трети известных науке видов живых организмов, обитающих на Земле. База данных публикуется ежегодно, и этот Annual Checklist — пятый по счету — содержит данные о более чем 527 тысячах видов:[1] их принимаемых названиях, синонимах и внутривидовых таксонах (последних на компакт-диске около 41 тысячи). Для многих, но не для всех видов помимо латинских указаны их общеупотребительные названия, а также — географическое распространение.

Работа с компакт-диском рождает чувство глубокого уважения перед трудом людей, создавших наиболее полный на сегодняшний день каталог видов живых организмов, относящихся ко всем царствам. Понятно, что для полной реализации этого проекта потребуется определенное время. Было бы очень важно завершить эту работу в недалеком будущем, поскольку ее значение как для широчайшего круга биологов, так и для специалистов по охране природы не вызывает сомнений.

Как уже отмечено, в современном виде база данных охватывает разные таксономические группы с разной степенью полноты. В связи с этим было бы очень важно как можно яснее очертить то, какие фрагменты базы данных полные, а какие будут далее существенно дополнены. В противном случае у пользователя может возникнуть иллюзия полноты данных там, где ее на самом деле нет. Само по себе отсутствие полноты ни в коем случае не должно быть предметом для критики компакт-диска, учитывая то, сколь трудоемким является проект. Однако если пользователь не понял, что данные по какому-либо таксону не полны, полученная им информация будет сильно искаженной. Поэтому могут возникнуть сомнения в уместности объединения в единый поисковый механизм баз данных, включающих информацию о видах преимущественно одной территории (как ITIS) и баз данных, ра-

[1] Вероятно, это все-таки менее чем 1/3 видов, известных науке, но точное их общее число (особенно точное число видов насекомых) можно будет определить только после завершения проекта «Species-2000».

ботающих с глобальными каталогами отдельных таксонов (большинство других баз). Например, делая на компакт-диске поиск по видам рода *Tofieldia*, мы получаем список только тех видов, которые обитают в Америке (данные ITIS). Выбирая, например, *Tofieldia pusilla*, мы получаем информацию, что этот вид распространен в Северной Америке, что неверно, так как вид широко распространен и в Евразии.

При составлении такого масштабного справочника, каким является рецензируемый компакт-диск, возникают неизбежные трудности с выбором той или иной классификационной схемы, по которой роды будут распределены по семействам, порядкам и прочим таксонам высших рангов. Авторы отмечают, что в будущем они планируют сделать возможным использование нескольких альтернативных классификаций. Я уверен, что это и есть единственно возможное решение. Сейчас за основу взята классификация, принятая в базе данных ITIS (Integrated Taxonomic Information System). В той ее части, которая касается покрытосеменных растений, это, вероятно, система А. Кронквиста. Однако авторы не следуют системе Кронквиста полностью. Семейство Бобовые принято на компакт-диске в широком объеме (как в базе данных ILDIS), в то время как Кронквист предпочитал выделение трех семейств (Мимозовые, Цезальпиниевые и Мотыльковые). В будущем будет очень важно дать возможность пользователю следовать и очень популярной сейчас системе покрытосеменных растений, основанной на широком использовании молекулярных данных и кладистических подходов (система Angiosperm Phylogeny Group). Эта система, разработанная до уровня семейства, очень существенно отличается от системы Кронквиста (особенно в отношении объема порядков). Я уверен, что в скором времени многие ботаники будут иметь большие трудности с использованием базы данных, которая не следует системе APG. Это факт, не зависящий от нашего отношения к кладизму и молекулярным данным. Замечу, что при работе с низшими таксономическими категориями — прежде всего видами, возникают особенно большие проблемы с использованием подходов, которым следуют авторы Angiosperm Phylogeny Group. Действительно, крайне трудно выделять виды на основе кладистического критерия строгой монофилии. Совершенно очевидно, что многие виды не монофилетичны, и само по себе это не должно быть поводом для пересмотра их объема. Применение молекулярных данных для целей уточнения объема всех видов если вообще возможно, то лишь в неопределенном будущем. Поэтому я понимаю логику авторов рецензируемого компакт-диска, посвященного именно видам, когда они предпочитают не использовать систему APG. В ближайшие годы нам предстоит решить, как использовать в систематике молекулярные данные, избегая деструктивных последствий привлечения кладистических подходов. Очевидно, что широчайшее привлечение молекулярных данных неизбежно и позволяет решить множество проблем. Ясно, что без обращения к кладизму и близким подходам анализировать молекулярные данные нельзя. Однако использование кладистических подходов при разграничении видов приведет к полному хаосу в таких областях как микросистематика, флористика и охрана природы.

На компакт-диске есть ряд таксономических неточностей, связанных, вероятно, со сведением воедино нескольких баз данных. Так, отдел *Dinophyta* есть как в составе простейших, так и среди растений. Кроме того, в отделе (типе) *Sarcomastigophora* и его классе *Phytomastigophora* есть порядок *Dinoflagellida*. Сем. *Potamogetonaceae* числится как не отнесенное к высшим таксонам, хотя среди однодольных растений принят порядок *Potamogetonales*.

Все приведенные замечания отражают объективные проблемы, которые встают перед создателями каталога видов живых организмов. Однако у меня не вызыва-

ет сомнений, что по мере дальнейшей работы над проектом они будут решены. Огромное достоинство проекта в том, что он динамично развивается. Уже в нынешнем виде база данных представляет огромную ценность, значение же завершенного проекта переоценить невозможно.

УДК 019.941 : 002.01 : 58 Бот. журн., 2006 г., т. 91, № 2

© Э. Ц. Габриэлян, К. Г. Таманян

K. H. RECHINGER. FLORA IRANICA. LFG. 176. *RUBIACEAE* — NATURHISTORISCHES MUSEUM WIEN, 2005. 287 P., 157 TAB. ILL.

E. Ts. GABRIELIAN, K. G. TAMANIAN. *K. H. RECHINGER*. FLORA IRANICA. LFG. 176. NATURHISTORISCHES MUSEUM WIEN, 2005. 287 P., 157 TAB. ILL.

Институт ботаники НАН Армении
375063 Ереван, Армения
E-mail: ktamanian@yahoo.com
Поступила 30.08.2005

Мировая таксономическая литература пополнилась прекрасно изданным очередным выпуском грандиозного издания «Флора Ирана» — семейство *Rubiaceae*. Выпуск посвящен памяти великого австрийского ученого-исследователя K. H. Rechinger.

Главный редактор монументального труда «Flora Iranica» — K. H. Rechinger скончался в 1998 г., после выхода в свет 174-го выпуска. Следующий, подготовленный под его руководством выпуск был издан вскоре после его кончины. Рецензируемый, 176-й выпуск, посвященный сем. *Rubiaceae*, был подготовлен и выпущен известным австрийским ботаником, женой K. H. Rechinger, W. Rechinger. Обработкой этого сложнейшего семейства покрытосеменных растений занимался коллектив авторов Университета и Венского естественно-исторического музея — F. Ehrendorfer, E. Schönbeck-Temesy, C. Puff et W. Rechinger (Ф. Ерендорфер, Е. Шенбек-Темеси, К. Пуфф и В. Рехингер). В начале книги приводится краткое предисловие Фридриха Эрендорфера, в котором автор знакомит читателя с историей исследования интереснейшего сем. *Rubiaceae* на территории Flora Iranica. Начало исследований было положено в 1937 г. с его первой экспедиции в Иран, когда Рехингер приобщил молодого студента Ф. Эрендорфера к классическому таксономическому и фитогеографическому исследованию этой полиморфной группы покрытосеменных. Эти исследования послужили основой для публикации первых результатов в 1948 г. С тех пор более полувека Ф. Эрендорфер продолжал исследования, включив в них кариологическое и биохимическое изучение семейства, а также анализ ДНК. В то же время количество исследуемого материала по Ближнему Востоку интенсивно увеличивалось благодаря усилиям неутомимого исследователя К. Г. Рехингера. Все это позволило осуществить предлагаемую обработку сем. *Rubiaceae*.

Система сем. *Rubiaceae*, объединение родов в подсемейства и трибы согласно их филогенетическим взаимоотношениям, как было предложено Robbrecht (1998), в течение последнего десятилетия претерпела значительные изменения, основанные на данных анализа ДНК (Bremer et al., 1995, 1999; Andersson et Rova, 1999; Bremer et Manen, 2000). Подобные исследования родов, секций и видов *Rubioideae-Rubieae*, очень разнообразных на исследуемой территории, были представлены Mannen et al. (1994) и Natali et al. (1995, 1996). Вся соответствующая новейшая информация была учтена при обработке семейства для предлагаемого издания.

Очень важно отметить, что при этом был сохранен классический подход к таксономическим исследованиям.

Сем. *Rubiaceae* представлено в рецензируемом выпуске в составе трех подсемейств — *Cinchonoideae*, с одной трибой *Rondeletieae* и одним монотипным родом *Wendlandia*, обработка осуществлена E. Schönbeck-Temesy et F. Ehrendorfer, Wien; *Ixoroideae*, с трибой *Aulacocalyceae* и монотипным родом *Hhimalrandia* (автор C. Puff, Wien) и *Rubioideae* с четырьмя трибами: *Hedyotideae*, включающую 2 рода — *Kohautia* (3 вида) и *Oldenlandia* (2 вида) — автор C. Puff, Wien; *Spermacoceae*, с родом *Spermacoce* (1 вид), авторы E. Schönbeck-Temesy et F. Ehrendorfer; *Paederieae* с 5 родами: *Aitchisonia* (1 вид) (E. Schönbeck-Temesy et F. Ehrendorfer), *Gaillonia* (9 видов, 3 секции), *Jaubertia* (1 вид), *Pterogaillonia* (2 вида) (F. Ehrendorfer et E. Schönbeck-Temesy) и *Pseudogaillonia* (1 вид) (E. Schönbeck-Temesy et F. Ehrendorfer); *Rubieae* с 10 родами — *Rubia* (3 секции, 18 видов), *Phuopsis* (1 вид), *Sherardia* (1 вид), *Crucianella* (2 секции, 13 видов, 12 подвидов) (авторы F. Ehrendorfer et E. Schönbeck-Temesy), *Asperula* (9 секций, 28 видов, 17 подвидов) (автор E. Schönbeck-Temesy et F. Ehrendorfer), *Galium* (9 секций, 60 видов), *Mericarpaea* (1 вид), *Callipeltis* (3 вида), *Valantia* (1 вид) (авторы F. Ehrendorfer et E. Schönbeck-Temesy), *Cruciata* (4 вида, 5 подвидов) (автор F. Ehrendorfer). Перед описанием семейства приводится подробный список литературы. После дихотомического ключа для определения родов семейства дается конспект подсемейств, триб и родов, что значительно облегчает восприятие всей системы в целом. Далее, после кратких описаний подсемейств и триб приводятся относящиеся к ним роды с соответствующей синонимикой, описаниями и примечаниями о количестве видов рода в мировом масштабе, распространении рода и другие данные. Для крупных родов приводятся конспекты видов. При видах традиционно приводится синонимика, отдельной графой Diagn., Icon., Typus. Затем описание вида, его экология и распространение в исследуемом регионе и по всему миру. Указаны эндемичные виды. В заключительной части приводится индекс названий семейства. Особо хочется отметить прекрасные иллюстрации видов, сделанные и приведенные в конце тома в виде 157 таблиц фотографий с гербарных образцов.

Ботаническую общественность можно поздравить с выходом в свет этого великолепно оформленного Эрнстом Витеком и осуществленного на высоком профессиональном уровне очередного, 176-го выпуска «Flora Iranica».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Andersson L., Rova J. H. The rps 16 intron and the phylogeny of the *Rubioideae* (*Rubiaceae*) // Plant Systematics and Evolution. 1999. Vol. 214. P. 161—186.

Bremer B., Andreasen K., Olsson D. Subfamilial and tribal relationships in the *Rubiaceae* on rbcL sequence data // Annals of the Missouri Botanical Garden. 1995. Vol. 82. P. 383—397.

Bremer B., Backlund M., Lantz H., Kim K. J. More characters or more taxa for a robust phylogeny — case study from the coffee family (*Rubiaceae*) // Systematic biology. 1999. Vol. 48. P. 413—435.

Bremer B., Manen J.-F. Phylogeny of the subfamily *Rubioideae* (*Rubiaceae*) // Plant Systematics and Evolution. 2000. Vol. 225. P. 43—72.

Manen J.-F., Natali A., Ehrendorfer F. Phylogeny of *Rubiaceae — Rubieae* inferred from the sequence of a cpDNA intergene region // Plant Systematics and Evolution. 1994. Vol. 190. P. 195—211.

Natali A., Manen J.-F., Kiehn M., Ehrendorfer F. Rubiaceae — Rubioideae, in particular the tribe *Rubiaceae* evidence from non-coding chloroplast DNA sequence // Ann. Missouri Bot. Garden. 1995. Vol. 82. P. 428—539.

Natali A., Manen J.-F., Kiehn M., Ehrendorfer F. Tribal, generic and specific relationships in the *Rubioideae — Rubieae* (*Rubiaceae*) based on sequence data opf a cpDNA intergene region // Opera Botanica Belgica. 1996. Vol. 7. P. 193—203.

Robbrecht E. Tropical woody *Rubiaceae* // Opera Botanica Belgica. 1988. Vol. 1. P. 1—271.

УКАЗАТЕЛЬ НОВЫХ НАЗВАНИЙ РАСТЕНИЙ
INDEX OF NEW PLANTS NAMES

(Ботанический журнал. 2006. Т. 91. № 2)

PLANTAE VASCULARES

Стр.

ПРАВИЛА ДЛЯ АВТОРОВ

1. «Ботанический журнал» публикует результаты завершенных оригинальных исследований в различных областях современной ботаники: теоретические и обзорные статьи, сообщения, систематические обзоры, описания новых таксонов и наиболее интересных флористических находок, новые методики, статьи, посвященные охране растительного мира. В журнале публикуются материалы о научных мероприятиях (симпозиумах, конференциях и др.), персоналии (юбилеи и даты, потери науки), информация о деятельности Русского ботанического общества (РБО), важнейших ботанических новостях, ботанических путешествиях, статьи по истории науки. При этом весьма желательно не ограничиваться простой констатацией событий, а давать их анализ и оценку. В разделе «Критика и библиография» обсуждаются отечественные и иностранные монографии и сборники, представляющие интерес для читателей журнала. Завершает журнал раздел «Письма в редакцию».

Представляемые работы должны содержать новые, ранее не публиковавшиеся данные. В «Ботаническом журнале» печатаются статьи российских (как правило, членов РБО) и иностранных авторов.

Решение о публикации принимается редакционной коллегией журнала после рецензирования, с учетом научной значимости и актуальности представленных материалов.

2. К статье должно быть приложено письмо автора (авторов) с просьбой о публикации, в котором необходимо указать:

1) фамилию, имя, отчество (полностью) автора (авторов);
2) членство в РБО, ученую степень и звание (если они имеются);
3) почтовый адрес (служебный и домашний), телефон, факс, e-mail;
4) если авторов несколько, указать, с кем из них вести переписку.

На отдельной странице следует привести на английском языке общепринятую версию названия учреждения, где выполнена работа, транслитерацию фамилий авторов, перевод ключевых терминов, обозначений, сокращений и единиц измерения, используемых в работе.

По желанию автора к статье могут быть приложены 2 открытки с маркой и указанием адреса, фамилии, имени, отчества автора, а также названия статьи. Редакция отправит их по указанному адресу для извещения автора: 1) о получении материалов (с указанием даты регистрации и регистрационного номера) и 2) о принятии статьи в печать (с указанием даты).

3. Оформление рукописи.

3.1. Статьи публикуются на русском или английском языке. К статьям отечественных авторов, представленных на английском языке, должен прилагаться русский текст, соответствующий оригиналу. Рукописи должны быть тщательно выверены и отредактированы авторами. При этом особое внимание следует обратить на ясность, точность и последовательность в изложении материала. Латинские описания новых таксонов должны быть краткими и ясными, весьма желательно предварительно проверить латынь у специалистов.

3.2. Статьи должны быть подписаны всеми авторами.

3.3. Объем рукописи (включая таблицы, список литературы, подписи к рисункам, рисунки) не должен превышать: для обзорных статей — 30 стр., для оригинальных — 25, для сообщений, систематических обзоров, описания новых таксонов, флористических находок, по охране растительного мира — 15 стр., для хроники и рецензий — 5—6 стр. Объем рисунков не должен превышать 1/4 объема статьи.

3.4. Рукописи присылаются в двух экземплярах, напечатанных на одной стороне листа формата А 4 на компьютерном принтере через 1.5 интервала (12—14 пунктов шрифта типа Times New Roman) или через 2 интервала четким контрастным шрифтом на пишущей машинке. Размер полей — сверху, снизу, слева — 3 см, справа не менее 1 см. Страницы должны иметь сплошную нумерацию.

3.5. Общий порядок расположения частей статьи.

1. УДК.
2. Инициалы, фамилия автора (авторов).
3. Название статьи.
4. Инициалы, фамилия автора (авторов) и название статьи на английском языке.
5. Название учреждения, где выполнялась работа, и его почтовый адрес, включая факс и адрес электронной почты.

6. Аннотация (не более 15 строк).
7. Ключевые слова.
8. Текст статьи. (Статьи экспериментального характера, как правило, должны иметь разделы: Введение (без заголовка), Материал и методика, Результаты и их обсуждение, Выводы).
9. Благодарности.
10. Список литературы (с новой страницы).
11. Таблицы (каждая на отдельном листе).
12. Подписи к рисункам (на отдельном листе).
13. Рисунки.
14. Резюме на английском и русском языках (до 1 страницы).

3.6. Если авторов несколько и работают они в разных учреждениях, то следует отметить арабскими цифрами соответствие фамилий авторов учреждениям, в которых они работают; звездочкой помечается фамилия автора, на чье имя следует направлять оттиски и другую корреспонденцию. После названия статьи и учреждения редакция указывает дату поступления статьи (дату получения окончательного варианта статьи).

Начало статьи оформляется по образцу:

УДК 581.8

© Д. Р. Баташев, Ю. В. Гамалей

ОСОБЕННОСТИ ТЕРМИНАЛЬНОЙ ФЛОЭМЫ ЛИСТА У ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВА *GENTIANACEAE*

D. R. BATASHEV, Yu. V. GAMALEI. SPECIFICITY OF LEAF TERMINAL PHLOEM IN *GENTIANACEAE* SPECIES

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН,
197376 Санкт-Петербург, ул. Проф. Попова, 2, факс (812) 234-45-12, e-mail
Поступила в редакцию 26.01.2000 (дата ставится редакцией)
Аннотация (не более 15 строк)

Ключевые слова: терминальная флоэма, клетки-спутники, эволюционные ряды, *Gentianaceae.*

Заглавие статьи должно быть кратким (8—10 значащих слов), информативным, включать ключевые слова и точно отражать содержание статьи. Названия видов приводятся на латинском языке, в скобках указываются высшие таксоны (семейства), к которым относятся объекты исследования. Аннотация должна содержать только главную информацию статьи, не превышая объемом 100—150 значащих слов, лишена вводных фраз. Отдельной строкой приводится перечень ключевых слов.

Материал и методы должны содержать сведения об объекте исследования с обязательным указанием латинских названий и сводок, по которым они приводятся, авторов классификаций и пр. Транскрипция географических названий должна соответствовать атласу последнего года издания. Единицы физических величин приводятся по Международной системе СИ. Желательна статистическая обработка всех количественных данных. Для флористических находок необходимо возможно точнее обозначать местонахождения (в идеале — точным указанием географических координат). При описании новых таксонов необходимо пользоваться правилами Международного кодекса ботанической номенклатуры. Изложение результатов должно заключаться не в пересказе содержания таблиц и графиков, а в выявлении следующих из них закономерностей. Автор должен сравнить полученную им информацию с имеющейся в литературе и показать, в чем заключается ее новизна. Следует ссылаться на табличный и иллюстративный материал так: на рисунки и фотографии в тексте (рис. 1, рис. 2, табл. 1, табл. 2 и т. д.), фотографии, помещаемые на вклейках (табл. I, табл. II) (римские цифры). Обсуждение завершается формулировкой основного вывода, которая должна содержать конкретный ответ на вопрос, поставленный во Введении.

Таблицы нумеруются в порядке упоминания их в тексте, каждая таблица имеет свой заголовок. На полях рукописи (слева) карандашом указываются места расположения таблиц при первом упоминании их в тексте. Диаграммы и графики не должны дублировать таблицы. Ма-

териал таблиц должен быть понятен без дополнительного обращения к тексту. Все сокращения, использованные в таблице, должны быть пояснены в Примечании, расположенном под ней. При повторении цифр в столбцах нужно их повторять, при повторении слов в столбцах ставить кавычки.

Требования к авторским изобразительным оригиналам

Фотография, рисунок.

— Изображения на фотографии должны быть четкими, но не очень контрастными.

— Зернистость фотографии не должна быть заметной.

— На фотографиях не должно быть механических повреждений (трещин, заломов).

— При изготовлении рисунков желательно пользоваться программой Times Roman Cyr.

— Фотографии должны быть представлены в 2 экземплярах размером не более 210 × 297 и не менее 50 × 60 мм.

Принтерная распечатка электронной версии и ксерокопия не может служить оригиналом, необходимо прикладывать оригинальные файлы, с которых была получена эта распечатка.

Цифровые изображения.

— Цифровые изображения, представляемые в виде файлов, принимаются на носителях: Floppy 3.5'', CD, MO (до 640 мб), ZIP (100 мб), Flash. Носитель информации должен читаться компьютерной платформой PC.

— Обязательно наличие распечатки предоставляемого файла.

Примечание. Во всех случаях, не предусмотренных в настоящем документе, вопрос о приеме иллюстративного материала решается на этапе предварительного просмотра.

Все формулы и условные обозначения должны быть четко напечатаны на принтере или вписаны черными чернилами или тушью. Все особые знаки, а также буквы греческого и других алфавитов необходимо пояснять на полях (слева) карандашом. В десятичных дробях после целых чисел ставить точки (а не запятые). Знак умножения ставить точкой на среднюю линию.

Обозначения сносок делать цифрами, ставить их после знаков препинания. Нумерация сносок в тексте — сквозная.

Следует делать ясными различия между буквами, сходными по написанию, например n и h, e и l; необходимо также различать буквы I и J, цифры 1 и I. Буквы C, K, O, З, P, S, U, V, W, X, Y, Z в сомнительных случаях должны быть выделены простым карандашом двумя горизонтальными линиями, прописные — снизу, строчные — сверху. Например, З — прописная буква, 3 — цифра три или $\underline{\underline{O}}$ — прописная буква, $\overline{\overline{o}}$ — строчная буква, 0 — нуль не подчеркивать. Римские цифры I, II, $\overline{\underline{III}}$ и другие для отличия от арабской цифры 1 и букв П и Ш следует подчеркивать сверху и внизу одной линией.

Латинские названия растений и фамилии авторов таксонов должны быть напечатаны на принтере (машинке). Авторов таксонов следует называть один раз при первом упоминании таксона в тексте статьи. Латинские названия растений должны быть приведены по новейшим источникам со ссылкой на них. Названия таксонов (кроме авторов) печатаются курсивом и подчеркиваются волнистой линией карандашом.

Сокращения. Разрешаются лишь общепринятые сокращения — названия мер, физических, химических и математических величин и терминов и т. п. Все сокращения должны быть расшифрованы, за исключением небольшого числа общеупотребительных. Названия учреждений при первом упоминании их в тексте даются полностью, и сразу же в скобках приводится общепринятое сокращение; при повторных упоминаниях дается сокращенное название учреждений. Пример: Ботанический институт им. В. Л. Комарова (БИН) РАН, повторно — БИН, в лабораториях БИН и т. д.

Ссылки на литературу в тексте приводятся так: 1) фамилия автора дана в тексте — «как указывал еще В. Л. Комаров (1909)»; 2) фамилия автора не дана в тексте — «как указывалось прежде (Комаров, 1909)»; 3) необходимо указать страницы — «(Комаров, 1909 : 8—11)». Для иностранных авторов аналогично — «как указывал еще A. Engler (1909)» или «как прежде указывалось (Engler, 1909)». Фамилии иностранных авторов приводятся только в оригинальном написании. При первом упоминании в тексте приводятся инициалы автора, при повторном инициалы опускаются (повторно инициалы приводятся только при фамилиях авторов-однофамильцев). Ссылки на работы приводятся в хронологическом порядке опуб-

ликования, например: (Schaft, 1931; Carniel, 1961; Алексеев, 1987; Романов и др., 1996; Сравнительная..., 1999). При цитировании литературных источников (с кавычками) указание страниц источника обязательно.

Благодарности. В этой рубрике выражается признательность частным лицам, сотрудникам учреждений и фондам, оказавшим содействие в проведении исследований и подготовке статьи, а также указываются источники финансирования статьи.

Список литературы должен быть оформлен на отдельном листе (листах). Список составляется только по работам, цитированным в тексте. Все работы, упомянутые в тексте, должны быть включены в список. Список литературы составляется в алфавитном порядке — сначала на русском и на языках с близким алфавитом (украинский, болгарский), затем на иностранном. Все ссылки даются на языке оригинала. Названия на японском, китайском и других языках, использующих не латинский шрифт, пишутся в русской транскрипции перед работами с латинским шрифтом. Работы отечественных авторов, опубликованные в иностранной печати, приводятся в списке иностранных работ. Если приводится несколько работ одного автора, опубликованных в одном году, то в Списке литературы и в тексте рядом с годом следует ставить буквы в алфавитном порядке: 2000 а, б, в — для отечественных работ, 2000 a, b, c — для иностранных.

Следует строго соблюдать следующий порядок библиографического описания.

Для монографий:

Шенников А. П. Введение в геоботанику. Л., 1964. 448 с.

Гроссгейм А. А. Флора Кавказа. Баку, 1940. Т. 2. 284 с.

Определитель растений Мещеры / Под ред. В. Н. Тихомирова. М., 1986. Ч. 1. 240 с.; 1987. Ч. 2. 224 с.

Хромосомные числа цветковых растений / Под ред. А. А. Федорова. Л., 1969. 926 с.

Международный кодекс ботанической номенклатуры (Токийский кодекс) / Пер. с англ. СПб., 1996. 191 с.

Cronquist A. The evolution and classification of flowering plants. 2nd ed. New York, 1988. 555 p.

Для журналов:

Князев М. С. Новый вид рода *Veronica* (*Scrophulariaceae*) // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 9. С. 116—119.

Inamdar I. A., Murty G. S. Vein-endings of some *Solanaceae* // Proc. Ind. Acad. Sci. 1981. Vol. 90. N 1. P. 33—56.

Для сборников, тезисов:

Петрова Л. Р., Сафина Л. К. Сем. *Dioscoreaceae* // Сравнительная анатомия семян. Л., 1985. Т. 1. С. 133—136.

Пылаев И. Г., Пяк Г. В., Шутов В. В. Некоторые особенности развития парциального куста черники и голубики // Дикорастущие ягодные растения СССР: Тез. докл. на Всесоюз. совещ. «Изучение, заготовка и охрана лесных дикорастущих ягодников». Петрозаводск, 1980. С. 139—141.

Для депонированных научных работ:

Ковтонюк Н. К., Иванов В. П. Изучение поверхности семян сибирских видов рода *Juncus* (*Juncaceae*). М., 1986. 24 с. Деп. в ВИНИТИ 18.12.86, № 786-В86.

Для диссертаций:

Аветисян Е. М. Палинология надпорядка *Campanulaneae*: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Ереван, 1988. 34 с.

За правильность и полноту предоставленных библиографических данных редакция ответственности не несет.

4. Таксономические публикации. При описании таксонов и обсуждении номенклатурных вопросов авторы должны строго следовать Международному кодексу ботанической номенклатуры (Токийский кодекс) (СПб., 1996) с учетом изменений и дополнений, содержащихся в «Сент-Луисском кодексе — 2000 г.» (см.: Егорова Т. В. О работе и решениях номенклатурной секции XVI Международного ботанического конгресса (Сент-Луис, июль—август 1999 г.) // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 5. С. 138—147). Статьи с материалами о новых таксонах должны иметь латинский и русский тексты описаний новых таксонов. Для палеоботанических работ диагноз может быть представлен на латинском или английском языке. При подготовке рукописей необходимо пользоваться рекомендованными в «Новостях систематики высших растений» (2000. Т. 32) справочными материалами: «Указателем международных сокращений названий главнейших гербариев мира» («Index Herbariorum. Part 1. The Herbaria of the world.

8th ed. New York, 1990»), «Алфавитным указателем главнейших сокращений, принятых для русских и латинских текстов» (Черепанов, 1966 : 346—350), «Перечнем сокращенных названий главнейшей ботанической литературы. I. Периодика» (Заиконникова, 1968 : 254—282), «Русско-латинским указателем основных физико-географических названий СССР, 1, 2» (Забинкова, Кирпичников, 1991 : 166—181; 1993 : 142—153), «Русско-латинским указателем названий основных административно-территориальных единиц, прежде входивших в состав СССР» (Забинкова, Кирпичников, 1993 : 153—159) и др.

Статьи с материалами о новых таксонах обязательно должны сопровождаться досылкой типа или изотипа этих таксонов.

Со статьями о новых флористических находках должны быть присланы дубликаты образцов.

Гербарные образцы должны высылаться по адресу:

197376 Санкт-Петербург, ул. Проф. Попова, дом 2, Ботанический институт, для «Ботанического журнала», Т. В. Егоровой.

Сразу после регистрации о получении гербарный материал передается на рассмотрение специалистам и хранится затем в LE.

5. Электронная копия рукописи. К рукописи необходимо приложить дискету с файлом статьи в формате Word for Windows. Электронная копия должна быть оформлена в полном соответствии с требованиями, предъявляемыми к оформлению рукописи, и идентична машинописной версии. Иллюстрационный материал (рисунки, фотографии и пр.) можно представить на дискетах или CD-дисках в виде отдельных файлов с обязательной их распечаткой или с приложенными оригиналами.

6. Редакционная подготовка. 6.1. При получении редакцией рукопись регистрируется и направляется на внешний отзыв рецензентам. При наличии замечаний она отсылается автору на доработку. Доработанный вариант статьи (в двух экземплярах) автор должен вернуть в редакцию вместе с первоначальным экземпляром и ответом на замечания рецензента не позднее чем через 6 месяцев после получения рецензии. В случае невозвращения рукописи автором в редакцию по истечении этого срока или необходимости более двух доработок первоначальная дата ее регистрации аннулируется. Датой поступления считается день получения редакцией окончательного варианта статьи. Очередность публикации статей определяется регистрационной датой их поступления в редакцию. Рукописи, задержанные автором более года, снимаются с очереди и рассматриваются как вновь поступившие.

6.2. Работы, посвященные особо актуальным проблемам ботаники, а также содержащие принципиально новую информацию, могут по решению редколлегии быть опубликованы вне очереди.

6.3. Редакция «Ботанического журнала» оставляет за собой право производить сокращения и редакционные изменения рукописи и возвращать без регистрации рукописи, не отвечающие настоящим правилам.

6.4. Редакция высылает автору для исправления опечаток корректуру, которая должна быть проверена, подписана к печати и срочно возвращена (желательно не позднее двух суток со дня ее получения).

Никакие изменения текста против оригинала не допускаются. Должны быть исправлены только опечатки.

6.5. После опубликования статьи авторам высылаются оттиски (5 экземпляров).

6.6. В случае отклонения статьи редакция высылает автору уведомление и возвращает один экземпляр рукописи.

6.7. Информацию о «Ботаническом журнале» можно найти в Internet на сайте РБО: httpo://rbo.nm.ru, где имеются содержание вышедших и находящихся в печати номеров, правила для авторов, условия подписки и пр. Адрес электронной почты издательства и редакции: main@nauka.nw.ru (с указанием — для «Ботанического журнала»).

Статьи следует направлять по адресу:

Редакция «Ботанического журнала»
Санкт-Петербургская издательская фирма «Наука» РАН
Менделеевская линия, 1
Санкт-Петербург
199034

CONTENTS

(BOTANICAL JOURNAL. 2006. VOL. 91. N 2)

СОДЕРЖАНИЕ

(БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ. 2006. Т. 91. № 2)

«Наука»

Индекс
70056

ISSN 0006—8136 *Ботанический журнал. 2006. Т. 91. № 2. 169—360.*